

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE MEDICINA
Departamento de Histología



TESIS DOCTORAL

Ultraestructura del órgano de Corti y de sus áreas próximas

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Miguel Angel Román Merchán Cifuentes

Madrid, 2015

Miguel Angel Román Merchán Cifuentes

TP
1981
098



* 5 3 0 9 8 5 5 7 5 1 *
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

-53-054418-4

ULTRAESTRUCTURA DEL ORGANISMO DE CORTI Y DE SUS AREAS PROXIMAS

Departamento de Histología
Facultad de Medicina
Universidad Complutense de Madrid
1981



BIBLIOTECA

© Miguel Angel Román Merchán Cifuentes
Edita e imprime la Editorial de la Universidad
Complutense de Madrid. Servicio de Reprografía
Noviciado, 3 Madrid-8
Madrid, 1981
Xerox 9200 XB 480
Depósito Legal: M-11174-1981

Autor: MIGUEL ANGEL MERCHAN CIFUENTES.

Título: "ULTRAESTRUCTURA DEL ORGANO DE CORTI Y DE
SUS AREAS PROXIMAS".

Director: JAIME MERCHAN CIFUENTES.
AGUSTIN BULLON RAMIREZ.

Universidad Complutense de Madrid.

Facultad de Medicina.

Departamentos de Anatomía Patológica e Histología.

Año 1979

I N D I C E

	Págs.
PREAMBULO.....	I
INTRODUCCION.....	1
MATERIAL Y METODOS.....	32
RESULTADOS.....	59
MEMBRANA DE REISSNER.....	62
LIMBO ESPIRAL INTERNO.....	71
MEMBRANA TECTORIA.....	89
REGION INTERNA.....	93
REGION DE LOS PILARES.....	109
REGION DE LAS CELULAS CILIADAS EXTERNAS.....	123
REGION EXTERNA.....	139
ESTRIA VASCULAR.....	162
MEMBRANA BASILAR.....	169
DISCUSION.....	180
MEMBRANA DE REISSNER.....	183
LIMBO ESPIRAL	196
MEMBRANA BASILAR.....	217
ESTRIA VASCULAR.....	234
MEMBRANA TECTORIA.....	246
REGION INTERNA, DE LOS PILARES Y DE LAS CELULAS CILIADAS EXTERNAS (PAPILA AUDITIVA).....	254
REGION EXTERNA.....	283
EPICRISIS.....	293
RESUMEN Y CONCLUSIONES.....	313
BIBLIOGRAFIA.....	320

P R E A M B U L O
=====

La causa de la elección de este tema como trabajo para poder obtener el grado de Doctor fue condicionada por la circunstancia de que en el año 1975, y con motivo de un programa de investigación conjunto de las Cátedras de Anatomía Patológica y O.R.L. de ésta Facultad sobre los efectos inducidos en el oído interno por antibióticos ototóxicos, quedaron establecidas, tras un estudio bibliográfico exhaustivo, no solamente las incógnitas sobre la patogenia del proceso de destrucción del órgano de Corti, sino, y sobre todo, las múltiples lagunas de conocimiento en los aspectos estrictamente otorinolaringológicos del receptor acústico. Efectivamente, áreas como el limbo espiral, el surco espiral externo, las células de sostén, e incluso el componente neurosensorial no estaban lo suficientemente documentadas como para evaluar los trastornos patológicos de las mismas. Por este motivo me fue encomendado por los entonces directores del protocolo de trabajo, Profs. Bullón y Poch, la realización de un estudio exhaustivo sobre la morfoestructura normal del órgano de Corti.

La presente memoria es el resultado de los cinco años de trabajo invertidos en el mismo, y, pese a su volumen, no cumple de forma absoluta los requerimientos que condujeron a su planteamiento. De hecho, pronto se hizo evidente que el esclarecimiento de la morfología normal del órgano de Corti era tarea muy compleja, razón por la cual nos pusimos en contacto con la Cátedra de Histología, y en concreto con el Prof. Merchan, quien aceptó tomar la dirección efectiva del

trabajo. Bajo sus indicaciones se consideró imprescindible fragmentar el área de investigación en, al menos cinco proyectos distintos, de los cuales éste es el primero que se ha dado por concluido. Los restantes, referentes a inervación, histogénesis, trauma acústico y toxicidad se encuentran actualmente en marcha en las Cátedras de Histología y Anatomía Patológica y representan otros tantos proyectos de tesis doctoral.

La arquitectura general de la nuestra se atiene a las normas básicas de todo artículo científico, con los consabidos epígrafes de Introducción, Material y Métodos, Resultados, Discusión, Resumen y Conclusiones. En todo momento hemos tratado de aplicar el verdadero significado de éstos términos, no sólo nominal sino también conceptualmente.

La introducción se ha construido con un criterio eminentemente restrictivo, buscando, precisamente, introducir al lector en un problema que, pese a ser viejo de cien años, está en la actualidad totalmente lleno de incognitas. De acuerdo con esta norma, la exposición de los rasgos anatómicos y funcionales se ha limitado a los datos absolutamente esenciales, en tanto que el análisis histórico no tiene más extensión que lo que demanda la cortesía científica y el respeto a los que nos precedieron en este campo.

En cuanto a los resultados, se ha buscado en su exposición una limitación estricta a los hallazgos puramente morfológicos, apartándonos en todo instante de cualquier juicio o planteamiento de opinión. En este sentido, la división

por zonas topográficas de la escala media, a pesar de ser una de las más complejas que pueden darse en nuestro organismo por no ajustarse a criterio funcional, conlleva la máxima objetividad, descartando cualquier tipo de discusión o planteamiento apriorístico. Quizás puede echarse en falta la existencia de un capítulo dedicado específicamente a la inervación, uno de los aspectos más trascendentales del receptor auditivo. Sin embargo, el análisis de la inervación es un problema que difícilmente puede acometerse sin recurrir masivamente a las impregnaciones argénticas, experiencias de denervación selectiva, etc., metódica ésta que se separa por completo de la nuestra. Este es el motivo de que los datos obtenidos sobre ultraestructura del componente neural no se hayan agrupado, ya que, en sí mismos y fuera del contexto de la organización funcional del receptor, no poseen entidad suficiente. Por lo demás, los aspectos referentes a la inervación están siendo objeto, dentro de nuestro grupo, de un minucioso análisis, por parte de la Dra. Bullón y del Prof. Aguirre.

Finalmente, en el planteamiento del capítulo de discusión hemos perseguido en todo momento la máxima claridad y orden, con el fin de ofrecer una visión lo más simplificada posible de un problema cuya complejidad dificulta grandemente su tratamiento. En ella hemos enmarcado dos diferentes enfoques, separando para su discusión los datos de orden puramente morfológico de aquellos otros de índole general y que, naturalmente, en los puntos pertinentes desarrollan aspectos

estructurales al mismo tiempo que funcionales.

Por último, he de agradecer el continuo apoyo recibido de las Cátedras de Histología y Anatomía Patológica, en la figura de todos sus miembros. Gracias, muy especialmente a los directores de la misma, y más concretamente al Prof. Merchan sin el cual no habríamos nunca logrado el nivel científico adecuado, y de cuya labor universitaria en éste y otros campos, me impiden hablar motivos evidentes de índole afectiva.

Quiero muy especialmente mencionar aquí a la Dra. Ludeña, coparticipe, desde los primeros momentos, de esta línea de trabajo, y sin cuya labor este volumen no hubiera visto la luz. Igualmente, mi agradecimiento por su colaboración a los restantes miembros del equipo, Dres. Gil-Loyzaga y Colom y a los alumnos internos Sres. Sanz Valero, Gonzalez Galán, García-Cohen, Guerra y Juiz. La aportación de todos ellos ha sido transcendental, ya que en modo alguno los aparentemente anecdóticos problemas técnicos son irrelevantes a la hora de ejecutar un protocolo de la complejidad instrumental del actual. Por lo demás, su participación en las sesiones de interpretación, bibliografía, etc., difícilmente puede exagerarse.

Quiero igualmente hacer público mi agradecimiento al Prof. García Partida por sus continuos desvelos para proporcionarme animales de experimentación en óptimas condiciones, así como a los Profesores Poch Viñals y Poch Broto al poner a mi disposición tanto sus profundos conocimientos bibliográficos

ficos como el material de exploración funcional del oído; su aliento continuo ha dado lugar no sólo a una estrecha colaboración, sino también a una profunda amistad. Igualmente he de dar las gracias al Prof. Tamarit y al Dr. Valor por su ayuda en los controles de pureza de los distintos fijadores, a D. José Fernandez del Servicio Técnico de la casa Perkin Elmer por su incondicional ayuda en los problemas técnicos de microscopía electrónica, a las Srtas. Esteban y Campos por la labor mecanográfica y a las Laborantinas Stras. H. Nieto, B. del Pozo, R. Bustos y T. Tejada por la paciencia y constancia en la confección de los cortes ultrafinos.

Por último, no quisiera dar por concluido este capítulo sin hacer mención expresa de los Profesores Bullón y Zamorano. De ellos he aprendido no sólo distintos aspectos metodológicos y de interpretación, sino, y sobre todo, una forma de comportamiento; ambos, con su ejemplo diario exponen magistralmente como se lleva a la práctica ese afán de enseñar y aprender como norma existencial que Max Scheler definiera como espíritu universitario. Por todo ello, y por su incondicional apoyo a cuantos bajo su patronazgo trabajan, muchas gracias.

INTRODUCCION
=====

Los estudios microscópicos sobre el oído interno tienen, en el contexto general de la historia del desarrollo de las ciencias morfológicas, dos épocas muy próximas pero con individualidad marcada. Comienza la primera alrededor del año 1850, cuando toda una serie de eminentes figuras de la investigación histológica (Corti, Claudius, Kolliker, Hensen, etc), centran su atención sobre lo que entonces se denominó papila basilar de la audición y que hoy es epónimo de quien por primera vez lo estudio de forma sistemática (Alfonso Corti, 1851). Esta época inicial del estudio del oído interno está sometida a la normativa usual del momento, y, en especial a la de la escuela alemana, que con sus minuciosas descripciones consiguió verificar una esquematización morfológica de una precisión extrema (Kolliker, 1852). De este modo podemos decir que hacia la mitad del siglo pasado quedan establecidas las bases del conocimiento morfológico del caracol auditivo, cuyas regiones y compartimentos fundamentales quedan incluidos en una

sistemática precisa que los modernos estudios sobre fisiología de la audición han empleado plenamente.

El perfeccionamiento de las técnicas de fijación y de tinción, así como la aplicación de sistemas ópticos más depurados, dieron lugar en las dos primeras décadas de nuestro siglo a un avance notable en los conocimientos sobre el oído interno, que se expresa por un grupo de trabajos definitivos para preparar el camino a las más modernas técnicas morfológicas. Así las monografías de Kolmer (1909, 1911, 1927) los trabajos de Cajal (1908), Retzius (1892), Watsuji (1903) etc., precisan aspectos más concretos, tales como la innervación, morfología de los cilios y otros que permitirán, ya en la época contemporánea, la aparición de planteamientos histofuncionales, como, p.e., la naturaleza del transductor (Engstrom et al., 1962), las bases morfológicas de la elaboración del mensaje sensorial (Spondlin, 1966), etc. Veremos, sin embargo, como la mayor parte de estos problemas distan mucho de estar resueltos, y, de hecho, el motivo de esta memoria es, en la medida de nuestras posibilidades, enriquecer la sorprendentemente escasa literatura disponible sobre estos aspectos.

Parece oportuno, que, antes de adentrarnos en la problemática específica del receptor auditivo, hagamos una breve digresión sobre los rasgos morfológicos y funcionales del mismo, ya que, dadas sus peculiaridades, se trata de una región en general mal conocida. Esta revisión, obviamente, no pretende ser exhaustiva por cuanto que ello le daría un

volumen desmesurado y conduciría al lector a una confusión intolerable para luego seguir fluidamente el resto de la exposición; por esta razón se ha optado por ofrecer una descripción sintética de aquellos datos que sean imprescindibles para la buena comprensión de las conclusiones y que, en general, han sido tomados de los tratados generales de Anatomía, Histología y Fisiología. Una vez hecha esta precisión pasaremos revista sumariamente a cada uno de estos apartados.

Anatómicamente, el oído se situa en el espesor del peñasco del temporal, por dentro de la caja del tímpano. Es un sistema multicavitario de espacios muy irregulares y tortuosos que conocemos en conjunto como laberinto óseo para distinguirlo de su contenido, que a su vez recibe el nombre de laberinto membranoso. Todo él contiene en su interior líquidos, que se designan genericamente como linfas del oído interno y de cuya variedad nos ocuparemos más adelante por existir en la actualidad controversia sobre este punto; clásicamente, sin embargo, se acepta que existen dos, endo y perilinfa, situándose la primera dentro de un compartimento aislado que conocemos como rampa media (y que luego describiremos) y la segunda en los otros dos restantes espacios intracocleares (escalas timpánica y vestibular).

De este modo en el oído interno podemos estudiar los laberintos óseos y membranoso, los líquidos mencionados y las terminaciones nerviosas del acústico.

El laberinto consta fundamentalmente de una cavidad central, el vestíbulo, que proyecta por detras un sistema de

espacios tubulares curvados en arco de circunferencia (conductos semicirculares) y por delante una formación espiroidea cuyo aspecto ha consagrado el término de caracol o coclea.

El caracol se situa con su eje mayor dirigido de atras a delante y de dentro a fuera, disponiendose según un trazado perpendicular al peñasco. Se relaciona, por detras, con el conducto auditivo interno y el vestíbulo, por arriba y por delante con la porción de la cara anteroposterior del peñasco, por abajo y por adentro con el conducto carotídeo y carótida interna y por fuera con el promontorio. Esta disposición peculiar obliga, si tomamos las relaciones y ejes anatómicos generales, a considerar la coclea como una formación de base posterior y vértice anterior; sin embargo, al igual que ocurre con el ojo, es norma analizarla según sus propios planos y ejes, de suerte que se considera superior o apical lo próximo al vértice, inferior o basal lo próximo a la base, medial o interno lo próximo al modiollo y lateral o externo lo próximo a la lamina de los contornos (ver a continuación).

Anatómicamente la coclea consta de tres partes, que de dentro a fuera son el eje o núcleo central, la lamina espi-
ral y la lamina de los contornos. Ninguna de las tres partes puede considerarse histológicamente independiente puesto que todas tienen una continuidad tisular, si bien su separación en base a un criterio anatómico y, más que anatómico, expositivo, facilita notablemente la descripción.

El eje del caracol, denominado núcleo o modiolus por Valsalva y columela por Breschet, presenta una estructura en forma de cono con su vértice y todas sus caras irregularmente deformadas por su adaptación estrecha al ductus (ductus coclearis). La base del modiolos se apoya sobre una fosita multihoradada, dispuesta por delante y por debajo del orificio auditivo interno y conocida como criba espiroidea de la base del caracol ó "tractus spiralis foraminalis" por disponerse sus agujeros en dos hileras espirales que se arrollan en el mismo sentido que las espiras del caracol. Por estos orificios penetran los filetes nerviosos del nervio auditivo, distribuyéndose, como luego veremos, en todo el modiolos según un patrón espiral preciso. Las estrechas relaciones neurales que mantiene el modiolos condicionan que su seno se muestre surcado por una multitud de finísimos conductos, que presentan trayectoria rectilínea en el centro del eje y que tras mostrar una dilatación en las proximidades de la lámina espiral ósea, siguen un surco espiral muy corto, abriéndose finalmente mediante un dispositivo especial en el espacio en dococlear. La porción dilatada, donde abocan los conductos, muestra una estructura auténticamente ganglioneural que, por adaptarse a la morfología general del caracol, se denomina ganglio espiral de Corti, en honor de quien primero estudió su morfología (Corti, 1851). El ganglio espiral se acepta clásicamente que está compuesto de neuronas bipolares, de 13 a 16 micras (Alexander, 1900), con una fina vaina de mielina a todo lo largo de su soma (Wittmaack, 1904) y que se empa-

quetan estrechamente dentro de la dilatación mencionada.

La lámina espiral es una protuberancia afilada, con aspecto de triángulo isosceles a la sección y que se arrolla describiendo un trayecto espiral de tres vueltas en torno al modiollo. Consta esta estructura de dos caras y un borde reales y otro borde o cara virtual que coincide con su fijación al modiollo. El borde interno se confunde con la pared interna de la lámina de los contornos, mientras que el externo presta su inserción a la membrana basilar del órgano de Corti. Normalmente se acepta que tanto la cara anterior como la posterior de esta estructura tienen, además de entidad topográfica, individualidad histológica, ya que constituyen dos laminillas independientes que delimitan un espacio ocupado por un tejido no óseo y que se muestra surcado por múltiples filetes nerviosos que cruzan a este nivel provenientes del ganglio espiral.

La lámina de los contornos es un tubo hueco, ciego por su extremo anterior, que se enrosca en torno a la columela, tomando como eje central o directriz el trazado de la lámina espiral, que, por otra parte, es contenida junto con las restantes estructuras del caracol membranoso en el interior de este componente. De este modo, una visión tridimensional del trayecto espiral de la lámina indica que las tres vueltas de espira, lejos de situarse en un mismo plano, lo hacen en tres diferentes, estando la segunda vuelta por delante de la primera y la tercera igualmente anterior a la segunda. La distribución de esta estructura hace posible considerar en

ella, debido a sus relaciones, una pared interna, en contacto íntimo con la columela, y una externa, más amplia y gruesa, que consta de una porción libre y una porción fusionada con la espira o espiras que se relacionan.

Rellenando el espacio que determina la lamina de los contornos se situa un conjunto celular y humoral al que se denomina caracol membranoso. Este elemento posee una estructura y una distribución topográfica tan precisa y constante en toda su longitud, que permite en principio (y grosso modo) su estudio genérico, prescindiendo, en muchos aspectos, de su trayectoria espiral.

Sobre la superficie anterior de la lamina espiral se situa una prominencia que, según los autores clásicos (Huschke, 1825; Corti, 1851; Kolliker, 1852), deriva de un progresivo engrosamiento del periostio que tapiza el espacio endococlear. Se trataría de una elevación progresiva en sentido intero-externo, que acabaría de forma brusca, como cortada a pico, en una zona aproximadamente coincidente con el fin de la lamina espiral, perdiéndose por fin, insensiblemente con la inserción interna de la membrana basilar. Esta estructura fue denominada cinta (o habénula) surcata por Kolliker (1852), si bien ha prevalecido la denominación de limbo de la papila auditiva o limbo espiral interno aplicada por los autores más modernos. El limbo espiral interno tiene, en terminos generales, forma aproximadamente triangular y según esto podemos considerar en él tres caras, posterior, anterior y externa. La cara posterior está íntimamente fijada

a la lamina espiral y, como ella, presenta una superficie plana. La región anterior, más diferenciada, presenta en toda su extensión un conjunto de canales longitudinales y transversales que configuran, al entrecruzarse, relieves que poseen una estenosis antes de su afloramiento y adoptan, por ello, una morfología tan típica que llevó a Hushcke (1825) a llamarlos "dientes auditivos", denominación que ha llegado a la actualidad como dientes de Hushcke en honor de este autor. Los surcos interdentarios contienen, en su seno, estructuras celulares de aspecto piriforme, en íntimo contacto con los relieves del limbo; estas células, siguiendo la nomenclatura clásica, se conocen a su vez como células interdentes de Hushcke.

La cara externa del limbo espiral se presenta con concavidad externa, resolviéndose en una zona recta que se continuará con el plano, tenso, de la membrana basilar. Desde este punto de vista, lo que así describimos es, en realidad, un surco (surco espiral interno) cuyo molde tendría, a la sección, la forma de una hoz de hoja muy abierta. Como todo surco, tiene dos labios, el anterior o vestibular y el posterior o timpánico. El labio vestibular, libre, delgado y cortado a pico, estaría formado por la fila más externa de dientes de Hushcke; el timpánico, por el contrario, se continuaría con la lámina filamentosa de la basilar y estaría delimitado, para los autores clásicos (Kolliker, 1825; Kolmer, 1909; Corti, 1851, etc.) por la especialísima región por donde penetran las fibras nerviosas al conducto endoco-

clear y al que Kolliker denominó "habénula perforata". Sobre la región del límite interno del limbo se inserta una membrana tensa descrita en 1851 por Reissner y que hoy día aún conserva el nombre de este autor.

La membrana de Reissner es una estructura laminar constituida por dos capas de células con un espacio intermedio delgado ocupado por un material conectivo homogéneo (Watsuji, 1903), en el que se acepta la existencia, en ciertos animales, de pequeñas estructuras vasculares (Shambaugh, 1904) y, que dada su disposición, se interpone en la luz del conducto coclear compartimentalizándola.

En el labio timpánico del surco espiral interno se inserta una formación de aspecto ligamentoso (ligamento espiral interno) cuyas fibras, inicialmente dispuestas en abanico, pronto se reúnen formando una lamina (membrana basilar) sobre la que se apoyan la totalidad de las células del órgano de Corti. Presenta dos zonas topográficas de diferente estructura y varias capas en su espesor. La porción interna (pars arcuata, o tecta, o lisa de los autores clásicos) se distingue de la externa (pars pectinea o estriada) por la gran finura de sus fibras, así como por su longitud, ya que la última representa más del 70% del total de la membrana basilar. El efecto que sobre la vibración tonotópica de la membrana pudiera tener la composición y la longitud de sus fibras es la base de la teoría de la resonancia de Hemholtz (1868) en la que las fibras de la basilar vibrarían como las cuerdas de un piano. En algunos casos como sustentón

para esta teoría, y en otros a consecuencia de intentos de refutarla, se han realizado estudios exhaustivos cuantitativos de esta estructura, tales como los destinados a establecer el número de fibras de toda la membrana (24.000, Retzius 1881, 1884), o la variable longitud de las mismas según las espiras (Retzius, 1884; Held, 1926, Kolmer, 1927; Bargman, 1951). Otros análisis, como los de Lawdovskii (1874), permitieron establecer datos definitivos sobre la composición íntima de la membrana al demostrar que, en la zona pectinata existen dos capas fibrilares con una intermedia amorfa que no se encuentra en la zona arcuata, y que toda la superficie posterior de la membrana se encontraba cubierta por una capa celular de aspecto conectivo. Según lo dicho, la estructura de la basilar quedaría conformada en 4 capas que, de arriba a abajo, se conocen como capa fibrosa superficial, capa homogénea, capa fibrosa profunda y capa celular de revestimiento timpánico.

La composición de las fibras de la membrana basilar, su origen y propiedades, así como sus características de resonancia, elasticidad, etc., presentan, a raíz de la teoría de Helmholtz, una importancia evidente. En este sentido deben destacarse los estudios de Held (1926) y Engstrom (1951) sobre el origen no colágeno ni elástico de estas fibras, así como los de Ehner (1902) sobre su birrefringencia o los de Plotz y Perlman (1955), sobre la existencia de polisacáridos en su composición bioquímica.

Hemos descrito hasta aquí el limbo espiral y las dos membranas que de él parten (membranas basilar y de Reissner) y que, por lo tanto, delimitan 3 cavidades espirales dentro del conducto endococlear. Pasaremos a continuación a examinar estas cavidades (rampas o escalas) para luego centrarnos en lo más destacable del receptor auditivo propiamente dicho.

El más anterior de estos compartimentos comienza con un orificio situado sobre la fosita coclear o de Reichert en la pared interna del acueducto del vestíbulo y recibe por ello el nombre de tramo ó rampa vestibular en relación a su trayectoria espiral. El limite inferior de esta rampa, es decir, la membrana de Reissner, conforma con el limbo espiral y la membrana basilar, un espacio que por razones obvias conocemos como rampa media o coclear. Finalmente el tercer espacio delimitado por la membrana basilar y que contacta en un extremo con la ventana redonda y a través de ella con la caja del tímpano, recibe, en virtud a esta relación, el nombre de rampa timpánica. Las tres rampas se mantienen anatómicamente aisladas en todo su recorrido con excepción de su terminación apical, donde existe una amplia comunicación por medio de un orificio circular mitad óseo, mitad membranoso, que se conoce como helicotrema.

Establecidas así las relaciones más importantes de la estructura que es motivo de este estudio, nos ocuparemos de la escala media realizando una visión general de todos sus complicados elementos.

Hecha abstracción de los límites de este espacio, de los que nos hemos venido ocupando hasta aquí, y de la membrana tectoria, a la que nos referiremos al final, existen fundamentalmente dos estructuras independientes que deberemos considerar en general para luego desglosarlas por separado. Me refiero a la papila auditiva u órgano de Corti y a la estria vascular.

El órgano de Corti puede decirse que posee tres variedades morfofuncionales de células:

- 1.- Células de sostén.
- 2.- Células neuroepiteliales.
- 3.- Células intersticiales y de revestimiento.

El sistema de sostén, dentro de la constitución del órgano de Corti, está diferenciado en dos variedades claramente distintas de células como son los arcos de Corti (o células de los pilares), y las células conocidas como falángicas o de Deiters. Estos dos grupos de células descritas por Corti en 1851 y Deiters en 1860 en primer lugar, y posteriormente estudiadas en mayor profundidad por Held (1926), Werner (1940), etc., son estructuras que muestran una diferente morfología, si bien teniendo en común su misión dentro del funcionalismo general de la papila.

Los pilares del órgano de Corti se sitúan en la porción media de la papila, aproximadamente donde termina la lámina espiral. Son un sistema de células dispuestas en dos hileras que enfrentadas delimitan un espacio triangular de vértice superior que se denomina túnel de Corti. Por su situa-

ción topográfica denominamos a las dos hileras interna y externa, siendo las células muy parecidas pero con aspectos diferenciales que expondremos. En general la célula de los pilares presenta un ancho pie, un tallo fino y un engrosamiento capital. La cabeza de los pilares presenta una peculiar relación entre ambas hileras, ya que el arco interno de Corti monta, mediante una prolongación digitiforme, sobre el externo, en un complejo que se conoce como articulación capital de los pilares para distinguirlo de la más simple situada en disposición basal. En el punto de contacto capital han sido descritas por Held (1926) ángulos que varían de 20 a 25°. El detalle más característico de las células de los pilares, tanto externas como internas, es el de poseer en su citoplasma multitud de filamentos y gránulos; este detalle citológico se hace muy evidente en el delgado cuerpo o tallo de estas células. La región basal de los capilares se presenta como una zona ensanchada, prolongada siempre hacia el interior del tunel y articulada con la del pilar opuesto, formando la base del tunel. Los filamentos del tallo experimentan aquí una peculiar inserción en un área de condensación homogénea, con forma de cono de base inferior, que lleva el nombre de cuerpo vítreo de Held, en honor de este autor (Held, 1926).

Aunque los hallazgos de la microscopía electrónica se incluirán en el capítulo final, interesa mencionar aquí la descripción de una membrana basal entre el pie de los pilares y la membrana basilar (Engstrom, 1951), que se ha obser-

vado cruzada por los filamentos del cuerpo que viajan hacia la basilar (Engstrom y Wersall, 1958). Como único carácter distintivo entre la morfología de los capilares internos y externos, con excepción de las porciones capitales, se acepta que los tallos de los pilares internos tienen forma acintada y se adaptan entre si, mientras que los de los externos, de forma más cilindroidea, dejan espacios libres a este nivel. En conjunto, y sobre la topografía del órgano de Corti, las células de los pilares son causantes de una elevación central y, como veremos más adelante, su inclinación es paralela a la de los elementos que los rodean.

Las restantes estructuras de sostén corresponden a las células que se vienen denominando, de forma genérica, células falángicas o de Deiters. Estas células, que reciben dicha denominación por poseer una prolongación ascendente o falange y por haber sido descritas principalmente por Deiters en 1880, se sitúan exclusivamente en la región externa, ya que la célula de sostén de la hilera interna, como veremos más adelante, no posee estas características. En este aspecto, y saliendo al paso de algunas denominaciones erróneas de estos elementos, denominaremos células de Deiters a las externas y células de sostén de la célula ciliar interna, a las internas.

Las células de Deiters o células falángicas, son estructuras celulares dispuestas en tres hileras, coincidiendo punto a punto por sus polos basales con las células ciliadas externas. Presentan un cuerpo celular cilíndrico cuyo polo

superior está íntimamente adaptado a la célula sensorial, a la que rodea en su porción terminal. El núcleo se sitúa en disposición generalmente basal y el citoplasma suele ser claro. Otras características de interés son las que se refieren a la existencia de invaginaciones para las fibras nerviosas (Engstrom y Wersall, 1958) o a la posible capacidad fagocitaria de estos elementos (Angelborg y Engstrom, 1973), si bien estos y otros datos de interés serán referidos extensamente al comentar los hallazgos. Sin embargo, quizá el dato más llamativo sea la existencia de una expansión larga y fina, que nace del tercio superior del cuerpo y que asciende oblicuamente hasta la superficie, de suerte que las células de Deiters se extienden por toda la ~~región de las ciliadas~~ externas. Esta prolongación (prolongación falángica) presenta un polo superior de contorno poligonal (Held, 1926) que se fija tanto a la porción superficial de la célula ciliada como a las prolongaciones falángicas vecinas. El conjunto de los polos superficiales fusionados de las falanges constituye, según Kolmer (1927), un mosaico que este autor denominó lamina reticular externa, para destacar el estrecho y constante contacto intercelular en este área. En profundidad, las prolongaciones falángicas, en las que destaca un eje fibrilar, discurren paralelas entre los cuerpos de las células ciliadas.

Las células de sostén de la región interna no deben denominarse falángicas, puesto que su citoplasma no emite ninguna formación de este tipo hacia la superficie. Por el con-

trario, estas células, de contornos muy imprecisos por su irregularidad, cubren a la célula ciliada interna y afloran en la hendidura existen entre la ciliada interna y la marginal. En un afán de generalización, Kolmer (1927) denominó esta relación, entendida en toda la extensión de las espiras, lamina reticular interna. En este sentido, y para Kolmer, el concepto de lamina reticular estaría basado en el efecto de cemento de unión de los polos apicales que las células de sostén tienen con respecto a los restantes elementos superficiales, dando lugar a un retículo o red superficial continua . El concepto deriva, evidentemente, no de criterios morfofuncionales sino del estudio de imágenes de superficie con la técnica de contraste de fases, y a pesar de haber sido energicamente criticado, tiene, como veremos en el momento oportuno, una significación verdaderamente notable a la luz de los hallazgos actuales.

Así pues, una visión de conjunto nos muestra que lo descrito hasta aquí encaja perfectamente dentro del concepto de citoesqueleto del órgano de Corti, en el que se distingue un eje mecánico central longitudinal, representado por las células de los pilares, y unos elementos accesorios, independientes para cada célula ciliada, que constituyen ejes radiales de resistencia derivados del primero. Esta concepción, generalmente aceptada en nuestros días, tuvo, para Hemholtz (1875) una interpretación diferente, ya que este autor, como es sabido, consideró los pilares como estructuras específicas para la resonancia, una teoría que, en cierto modo, es

todavía materia de discusión.

Las células sensoriales se dividen, topográfica y morfológicamente, en células internas y externas. Las células internas constituyen una única hilera en la vertiente interna de la región de los pilares y las externas, por lo general, tres en la vertiente externa. El número de hileras varía notablemente con el animal que se estudie, habiéndose descrito hasta 6 hileras en algunas aves. Las células sensoriales, tanto externas como internas, fueron descritas por Corti (1851) y Kolliker (1952), siendo posteriormente más de talladas por Hensen (1863), Retzius (1884), Held (1926) y Kolmer (1927) entre otros.

Las células ciliadas internas presentan un cuerpo celular de aspecto piriforme, inclinado en sentido interoexterno y que presentan una emisión lineal de cilios en su superficie. Un detalle que nos llama la atención sobre la minuciosidad de las descripciones de los autores clásicos es el que cita Kolmer (1927) sobre la mayor finura en la implantación que en el resto del cilio, dato que ha sido confirmado en la actualidad con la microscopía electrónica como veremos en su momento. Muy cerca de la estenosis superficial tan peculiar de esta célula, se sitúa el núcleo, de forma generalmente oval y de 5 micras aproximadamente de diámetro, mostrando habitualmente un nucleolo (Kolmer, 1927). En cuanto a la zona basal de estas células, en la que se dispone un fino ramillete de fibras nerviosas descritas por Retzius en 1892, la comentaremos al hablar de las ciliadas externas, ya

que son zonas practicamente idénticas a ambos niveles.

Las células ciliadas externas presentan, a diferencia de las anteriores, un cuerpo cilindrico y fino, inclinado en sentido opuesto a las internas, de forma que adoptan disposición aproximadamente paralela al pilar externo. Su polo apical posee una zona de mayor densidad, conocida clásicamente como lamina cuticular o cutícula (Kolmer, 1927), en la que se inserta un penacho ciliar cuya geometría simula una V o W (Held, 1926). El número de cilios en cada penacho ciliar puede variar con la escala animal, siendo frecuente encontrar en los mamíferos superiores hasta 100 por cutícula (Kolmer, 1927). El cuerpo celular suele presentar un núcleo generalmente pequeño, de aproximadamente 3 micras, en disposición basal, mostrando en el citoplasma estructuras constantes que pasamos a describir. En la zona próxima a la cutícula, el citoplasma puede mostrar, según Hensen (1863), tras un período de fijación largo en ósmio, uno ó más corpúsculos densos redondeados, que reciben la denominación del autor que los describió. Estos cuerpos de Hensen fueron pronto interpretados por otros autores (Kawano, 1922) como posibles integrantes del aparato reticular interno de la célula, una hipótesis sustentada también por Kolmer (1927) en contraposición a quienes, como Iwasa (1925) sugerían que podría tratarse de colecciones de mitocondrias. Hoy sabemos que, en realidad, los cuerpos descritos por Hensen son asociaciones de retículo endoplásmico liso dispuestas en espiral y asociadas con mitocondrias (Spendlin, 1957). Delineando la membrana de la

región supranuclear, que los autores clásicos coincidieron en determinar como "muy gruesa", existe un tapiz de cisternas de retículo endoplásmico liso que se disponen en varias capas y contornean toda la membrana celular (Vinnikov y Títova, 1964).

En la región infranuclear existe una condensación protoplásmica, como la describiera Retzius (1884), que hoy lleva su nombre y que fue puesta en duda por Held (cit. Kolmer, 1927) al afirmar de esta estructura que se trataba de un montón de gránulos imposible de observar cuando existía una buena y correcta fijación. Los estudios con microscopía electrónica muestran que este elemento en realidad existe, y está compuesto por mitocondrias y membranas (Engstrom y Wersall, 1958).

El polo basal de las células ciliadas presenta un interés no solamente funcional sino también histórico. No olvidemos que esta región es una de las que Cajal (1824) estudió en profundidad mediante los métodos de Golgi y de la plata reducida, obteniendo imágenes que contribuyeron de forma determinante a la concepción de la teoría neuronal, pese al intento de Bielschowsky y Bruhl de explicarlas según la teoría de la incrustación de Held. (Sobre estos pormenores, que no son objeto de esta tesis, veasé Cajal, 1935).

En conjunto, a esta porción de la célula se le denomina polo sináptico de la célula ciliada y ha sido muy bien estudiado y sistematizado en nuestros días por Spoendlin (1961, 1966, 1968, 1969, 1970, 1971, 1972, 1973, 1974, 1975) y por otros au

tores como Smith (1961, 1967,), Iurato (1964) etc... En conjunto, se han descrito tres diferentes tipos de fibras y dos de terminaciones, cuya morfología y peculiaridades histoquímicas, así como los resultados de las experiencias de denervación permiten determinar la existencia, en el polo sináptico de la célula ciliada, de terminaciones aferentes y eferentes que muestran gran número de peculiaridades. Sobre este tema, del que hablaremos en extensión al discutir los resultados, solo diremos que, en síntesis, el polo sináptico de la célula ciliada suele poseer, como promedio, 4 a 6 terminaciones (Smith, 1967), mostrando la membrana celular a este nivel tanto cisternas adosadas como unas condensaciones de variable longitud, perpendiculares a la membrana y conocidas como barras sinápticas. Estos elementos, de significación poco conocida dentro de la fisiología de la sinápsis, solamente se encuentran, además de aquí, en ciertos dispositivos de la retina y de la glándula pineal.

Finalmente, las células que no tienen misión directa y clara de sostén o de transducción, las hemos englobado dentro del término de "células de revestimiento", denominación que en ningún modo pretende minimizar su descripción como veremos más adelante.

La topografía general del órgano de Corti vendría a condicionarse por la existencia de un promontorio central, la papila auditiva de los autores clásicos, que estaría constituido por los pilares como eje y punto más culminante, y las células sensoriales, con sus respectivas células de sos-

tén, constituyendo los planos declives. A ambos lados de esta prominencia se sitúan dos zonas deprimidas, conocidas como surco espiral interno, al que ya nos hemos referido someramente, y surco espiral externo. Ambos surcos se encuentran suavizados por la existencia de unas células de citoplasma generalmente muy claro y núcleo central prominente. De todas ellas llama la atención las dispuestas en el surco externo, junto a la tercera hilera de células ciliadas externas que fueron estudiadas por Hensen (1863) y por ello llevan su nombre. Interpuestas segmentariamente entre las células de Hensen y Claudius y la basilar se han descrito (Boettcher, 1869) unas células cúbicas, pequeñas y oscuras, cuyo significado, e incluso su misma entidad, distan mucho de estar bien establecidos.

Las células de Hensen constituyen un epitelio alto, de una sola fila, y que generalmente contacta con la membrana basilar. Las características morfológicas de estas células fueron muy bien descritas por Kolmer (1927), Werner (1940), Hallpike (1957), etc., encontrando que se trata de células con un alto contenido en agua y con gotas de grasa en su citoplasma. Por fuera de estas células, el epitelio, más adelgazado, viene a denominarse de las células de Claudius en honor de este autor (Claudius, 1855). De este modo, el surco espiral externo finaliza en un incurvamiento que se apoya sobre la pared ósea del ductus coclearis, y que, en superficie, se continua con la última estructura de la rampa media y que luego describiremos con el nombre de estria o es

trias vasculares. En la zona justamente anterior a este contacto describió Kolmer (1927) un elemento al que denominó prominencia espiral, entendiendo por este término "un saliente por debajo del límite de la estria que se hace aparente en el ductus coclearis, sobre todo en la espira basal, presentando un vaso capilar muy aparente, el vas prominens". La textura histológica de esta zona, y en especial los tipos celulares que contiene, y el carácter fibrilar del intersticio, ha sido objeto de fuerte polémica desde los tiempos de Prenant (1892) y Shambaugh (1908), e incluso en nuestros días dista mucho de ser incontrovertiblemente interpretada. Es posible que represente un dispositivo de anclaje de la basilar y de modulación de la tensión de la misma, pero igualmente se le han atribuido distintos significados metabólicos y, en general multitud de funciones. Muchas de ellas, sin embargo, quizá sean debidas, como se discutirá más adelante, a defectos de análisis morfológico, razón por la cual no las abordaremos en este lugar sino después de efectuar importantes precisiones sobre el mismo.

La estria vascular fue descubierta por Alfonso Corti en 1851 y posteriormente estudiada mediante la inyección de tinta china por Eichler (1892) y de azul de Metileno por Sippenmann (1894), quienes establecieron, junto con Shambaugh (1903), la naturaleza vascular de esta estructura. Para estos autores la estria vascular consistía en un conjunto de vasos agrupados sobre un tejido celular denso, que en conjunto, presenta la forma de una hendidura, y que se sitúa en la

vertiente externa de la rampa media ,comprendida entre el promontorio y la inserción de la membrana de Reissner. Las descripciones precisas sobre la estructura de la estria vascular tuvieron que esperar, a diferencia de lo ocurrido con otras áreas del laberinto, a la aparición de la microscopía electrónica (Engstrom, 1955; Smith, 1957; Hinojosa, 1966 ; Kimura, 1970). Con esta técnica se consigue demostrar la existencia en el seno de la estria vascular de un conjunto de células irregulares e intimamente interdigitadas, que constituyen tres estratos que empaquetan firmemente a los vasos que se encuentran aquí situados.

Finalmente, queda por describir como componente, no de las paredes de la rampa media, sino propiamente del interior de la misma, una estructura gelatinosa que flota en el seno de la endolinfa partiendo del limbo espiral interno, sobre cuya cara superior se inserta. Esta estructura, conocida desde Kolliker (1852) como membrana tectoria o lamina téctica, fue estudiada en detalle por Held (1922) y Hardesty (1908 - 1915) entre otros, quienes establecieron, en aquel momento , esta lamina como una estructura gelatinosa cuyo espesor aumenta desde la base hacia el apex y que presentaría, para Held (1926), tres zonas claramente diferentes, denominadas porción axial (en relación con el limbo), porción media (flotante en la luz de la rampa media) y porción marginal (posiblemente en contacto con las células ciliadas externas y de Hensen).

Todas las porciones presentan aspecto fibrilar, como ya adelantaron Vinnikov y Titova (1964) a partir del examen en fresco de preparaciones de superficie y como ha venido a comprobar el análisis submicroscópico. Estos trabajos (Iurato, 1962; Wersall, 1966; Engstrom y Wersall, 1958) demuestran que se trata de fibras de 4-6 nm., y de una constitución y características no habituales en los tejidos conocidos del organismo. Perlman (1955) ha encontrado mucopolisacáridos ácidos en su composición, conociéndose incluso la secuencia de aminoácidos del componente proteico principal de los mismos (Bairati et al., 1957).

Finalmente, mencionaremos un punto que establecieron Wittmack (1936) y después Borghesan (1954) al afirmar la existencia de conexiones íntimas entre los cilios de las células sensoriales y la membrana tectoria. Estas afirmaciones han dado lugar a múltiples estudios contemporáneos al respecto, reavivando la vieja controversia sobre el movimiento o la disposición estática de los cilios (Kolmer, 1927).

El último de los grandes apartados enunciados al principio de esta introducción es el referente a la fisiología del receptor auditivo. Se trata de un campo enorme, confuso y mal conocido, del que solo entresacaremos los datos más significativos y, singularmente, aquellos que han de ser utilizados posteriormente en la discusión.

Como es bien conocido, y, por otra parte, norma básica de la fisiología sensorial, la estimulación del receptor auditivo consiste, en suma, en un proceso de transducción en

el que un tipo de energía, en este caso mecánica, es transformado en una señal eléctrica. La energía mecánica, vibratoria, es recogida por el pabellón auditivo y vehiculada, a través del conducto auditivo externo y del oído medio, hasta la ventana redonda. Este proceso de conducción, gracias a la sofisticada organización del tímpano y de la cadena osicular, ocurre con una pérdida energética mínima, de suerte que las características de la onda vibratoria no sufren graves alteraciones en su excursión por los oídos externo y medio. Esta energía, aplicada sobre la membrana que cubre la ventana redonda, induce la vibración de la misma, que, a continuación, se transmite a la perilinfa de la rama vestibular y, a través del helicotrema, a la de la timpánica, transmitiendo las vibraciones tanto a la membrana de Reissner como a la basilar, y en conjunto, a toda la escala media.

El comportamiento de la basilar ante la llegada de ondas sonoras es uno de los puntos capitales de la fisiología de la audición, y, de hecho, es la base principal de lo que se conoce como teorías tonotópicas. Esta idea consiste, en esencia, en concebir la basilar como un mecanismo de discriminación de frecuencia de tal suerte que habría una vibración selectiva de áreas distintas según las características del sonido. En su formulación inicial (Helmholtz, 1863), se suponía que la basilar sería un "resonador de 1.000 cuerdas", un dato que en cierta forma viene dado por las variaciones espirales en la longitud, diámetro y número de las fibras de la basilar (Kölmer, 1927). Esta hipótesis sin embargo, ha si

do paulatinamente abandonada desde los trabajos de Von Békésy (1939,1951,1952), quien introdujo el concepto de onda circulante. Esta idea supone que la circulación coclear de la onda sonora es semejante a la de la onda pulsátil por el sistema circulatorio. Así, las vibraciones que se transmiten a la rampa vestibular crecen primero en tamaño, amortiguándose posteriormente. La curva de amplitudes máximas revela una región en la cual la deflexión de la basilar es máxima, siendo esta diferente para cada frecuencia, de forma que las ondas de longitudes cortas desaparecieran más rápidamente que las de largas. Estas observaciones están de acuerdo con la localización de la percepción de tonos altos en la base y de tonos bajos en el apex, un dato ya adelantado por Helmholtz y comprobado posteriormente por Laurie, Davies y Hawkins (1944), pero que, sin embargo no debe atribuirse a la configuración de la basilar sino a la peculiar geometría del canal coclear, mucho más estrecho en el apex que en la base.

Los análisis más modernos del problema (Johnston y Taylor, 1970; Johnston y Sellick, 1972) han confirmado, en sus rasgos más sobresalientes, la idea de una localización tonotópica en la basilar aunque, sin embargo, no esclarecen la forma en que esta discriminación alcanza las terminaciones nerviosas. Obviamente, la hipótesis inicial, según la cual la vibración sería transmitida directamente a las fibras nerviosas suprayacentes al área de mayor vibración, no puede aceptarse, aunque, sin duda, el hecho de que el receptor pueda estimularse focalmente es una importante posibilidad a tener

en cuenta en la elaboración del mensaje sensorial. De hecho, los registros de actividad del VII par (Tasaki, 1954) demuestran que estimulando con distintas frecuencias e intensidades, cada fibra es excitada por una banda pequeña de frecuencia. Esta banda aumenta a medida que crece la intensidad, extendiéndose rápidamente hasta las frecuencias más bajas (intercepción gradual) y casi nada hacia las mas altas (intercepción aguda). La frecuencia con la que ocurre la intercepción aguda varía con la fibra nerviosa, de forma que las de la espira basal tienen una intercepción muy alta, respondiendo a cualquier frecuencia inferior, en tanto que las apicales solo lo hacen a frecuencias bajas. Estos datos, asi como los obtenidos por Galambos y Davis (1943, 1948) y por Rose y Woolsey (1958) a partir de registros intracelulares de neuronas del ganglio espiral, demuestran que, aunque no en forma tan puntual como postula la teoría de Von Békésy, si existe realmente una expresión eléctrica del movimiento diferencial de la coclea.

Un dato que, sin embargo, permanece oscuro (y que quizá sea la clave del problema) es la exacta dilucidación del mecanismo íntimo de excitación de las terminaciones nerviosas. El hallazgo de los potenciales cocleares microfónicos (efecto Wever-Bray, 1936) condujo a suponer la identidad de los mismos con el potencial generador de otros receptores, siendo ésta una hipótesis actualmente insostenible, ya que estos potenciales no se afectan por el cianuro, los anestésicos ni el frío y, en general, presentan caracteres que permi

ten adscribir su origen a estructuras no neurales (Davis et al., 1952). En realidad, parece que estos potenciales (que si se conectan a un amplificador y a un altavoz reproducen el sonido usado para estimular) son atribuibles a un efecto piezoeléctrico, es decir a la incidencia de energía mecánica sobre una estructura de configuración atómica ordenada. La localización de esta estructura es, hasta la fecha, hipotética; los puntos más analizados al respecto han sido los cilios y la membrana tectoria, aunque, sean cuales sean, existe una tendencia generalizada a considerar estos potenciales como un fenómeno colateral en la estimulación auditiva (Eyzaguirre y Fidone, 1977, pág. 162).

Un enfoque distinto del problema es el que progresivamente ha emergido del análisis del potencial endolinfático, descrito por Von Békésy (1952) como una diferencia de + 50 mV entre un electrodo situado en la escala media y otro en la timpánica. Este valor se modifica con los inhibidores metabólicos y, sobre todo, con el sonido (Rice y Shinabarger 1960), de suerte que esta variación, mediada por el desplazamiento de la basilar, puede ser el evento inicial de la electrogénesis.

Existe, sin embargo, una grave objeción sobre este problema, que consiste en la peculiar composición iónica de los fluidos del caracol. Así, es bien conocido que la perilinfa es un líquido de composición iónica semejante a la del medio extracelular, en tanto que la endolinfa, por su mayor contenido en potasio con respecto al sodio, es semejante al medio

intracelular. Si se piensa que este líquido baña las fibras nerviosas, es poco menos que imposible comprender como estas mantienen sus potenciales de reposo, de no ser que se admita para esta zona un mecanismo exclusivo y distinto del universal en el sistema nervioso. Una hipótesis alternativa es suponer que el líquido que baña las fibras nerviosas es distinto de la endolinfa, tal y como ha propuesto Engstrom (1958), y como parecen suponer los datos de Putler (1965), que ha encontrado una inversión del potencial según que el electrodo explorador se sitúe en la región supra o infraciliar. En cualquier caso, y como se verá en la discusión, el problema dista de estar resuelto y existen datos morfológicos cuya evaluación puede significar una importante aportación a este tema.

Por último, no quisieramos terminar esta introducción sin comentar, aunque sea brevemente, las conexiones del receptor auditivo con el resto del sistema nervioso. La figura 1 expone gráficamente la modelación de las vías auditivas y su proyección cortical, pero el interés principal del mismo, para los propositos planteados al principio de la introducción, se centra en la existencia de los haces olivococleares directos y cruzados. Estos fascículos, demostrados hace tiempo por Rasmussen (1946), tienen una importancia capital para el funcionamiento del órgano de Corti, y su análisis funcional (Galambos, 1944) ha demostrado que la estimulación del mismo apaga los componentes neurales del VIII par, en tanto que los microfónicos no se alteran o incluso se incre-

mentan. Esta inhibición central del receptor, que es el único lugar donde este fenómeno está claramente comprobado, es distinta según se trate del haz olivococlear directo o cruzado (Fex, 1968), dato éste que ha de evaluarse cuidadosamente, como se discutirá en el lugar correspondiente, a la hora de analizar los contactos neurales en el órgano de Corti.

M A T E R I A L Y M E T O D O S
=====

Para el presente trabajo se estudiaron un total de 33 cocleas de cobayas homocigóticos albinos, cuyo control y mantenimiento de la línea genética se deben al celo del Dr. García Partida, Profesor Agregado de Patología General de la Facultad de Veterinaria, y asiduo colaborador en esta línea de investigación.

Ya desde el inicio de la experimentación, y más aún a raíz de estudios en curso realizados a lo largo de los últimos años, sobre diferentes estados patológicos del oído interno, hemos podido comprobar repetidas veces la extrema importancia que reviste no sólo la elección de la especie, sino además las condiciones ambientales en que se mantengan los especímenes. En este sentido, al estudiar el oído interno, quizás más aun que en cualquier otro campo, se plantea el problema de distinguir las estructuras que se consideran como normales de los artefactos a causa no sólo de la técni-

nica de preparación, sino y más aun, de influjos externos tales como la administración de una dieta ototóxica, un medio ambiente ruidoso o simplemente la existencia de lesiones transmitidas hereditariamente o causadas por envejecimiento. Asi pues, hemos considerado primordial en el estudio de un órgano tan sensible a los cambios patológicos, el estudio exhaustivo de los animales, estableciendo unos patrones normales previos todo lo riguroso que las técnicas actuales permiten. En este sentido los animales sufrieron controles dentro del departamento de Experimentación Animal que comprendieron hemograma, iones en sangre y orina, pruebas funcionales hepáticas y estudio del cariotipo. En el departamento de Otorrinolaringología, y merced a la colaboración del Prof. Poch Broto, se realizaron pruebas específicas que constaban de verificaciones tanto del reflejo de Preyer como electrococcleografía. El reflejo de Preyer se realizó en una cámara de insonorización, mediante inmovilización por molde de metacrilato y estimulación liminal de ruido blanco. La electrococcleografía se verificó mediante clicks filtrados y por implantación de electrodos en el muy accesible promontorio que poseen estos animales. Para la obtención de 33 cobayas ajustados a los patrones citados, se estudió una población total de 250, considerados, a priori, como normales, de los cuales 240 superaron satisfactoriamente los controles sistémicos, y solamente 180 las pruebas audiológicas; de estos, 65 se requirieron para la puesta a punto de las técnicas de preservación y 35 fueron descartados debido a problemas con la

técnica de disección estereoscópica. Estas cifras demuestran con toda claridad la gran cantidad de influjos externos que pueden afectar el oído interno, que sólo gracias a un complejísimo estudio del medio (que va desde la humedad del ambiente hasta las características y la composición de la dieta), puede estudiarse satisfactoriamente. En este sentido no podemos encomiar bastante la labor realizada por el Prof. García Partida y su equipo, tanto en la selección y cuidado de los especímenes, como en las valoraciones analíticas.

El peso de los cobayas osciló entre 280 y 320 gr. estando en directa función con la edad, que vino a ser tres a cuatro meses, y con el sexo, ya que solamente se seleccionaron las hembras. Todos estos datos, que pudieran parecer caprichosos, tienen una gran importancia. El hecho de seleccionar hembras jóvenes y de bajo peso permite una apertura más cómoda y rápida del caracol disminuyendo drásticamente los fenómenos autolíticos, postmortem, y también los artefactos de manipulación. Por otra parte, el momento del sacrificio, a los tres o cuatro meses del nacimiento, descarta cualquier posible lesión por envejecimiento, ya que a esta edad está finalizado el desarrollo, pero aun no instaurado el proceso de involución senil (Gil-Loyzaga, y Ludeña, 1978).

La justificación del empleo de animales homocigóticos albinos estriba en que se comprobó un bajo porcentaje de alteraciones espontáneas en ellos, y el motivo de que la especie elegida sea el cobaya es, fundamentalmente, el tamaño y la textura del caracol, que ofrece muy buenas características

para el proceso de disección y exposición del órgano de Corti.

En los animales seleccionados como "normales" se efectuaron multitud de ensayos tanto en lo referente a composición de los fijadores, técnica del proceso, tratamiento ulterior de las muestras, etc. En general, y una vez sentados ciertos criterios que luego comentaremos, no existen grandes diferencias cualitativas en los resultados respecto a las técnicas usadas cuando el rendimiento de las mismas es óptimo; por el contrario, las diferencias cuantitativas si son transcendentales, por cuanto que algunos procedimientos son tan aleatorios que sólo una pequeña parte del material es utilizable; en los párrafos siguientes intentaremos una descripción y análisis detallados de las distintas metodicas utilizadas tanto para microscopía electrónica de transmisión como para barrido. En general, la mayor parte de las imágenes obtenidas corresponden a una sola técnica, que es la que, finalmente se juzgó idónea, pero el hecho de que un 27% de las ilustraciones que acompañan a esta memoria hayan sido obtenidas con otros métodos obliga a incluir la técnica con la que se obtuvo este 27%. Ello quizás redunde en una exposición un tanto prolija del material y métodos, pero es norma éticamente insoslayable presentar, junto a los resultados, la forma en que estos se obtuvieron de suerte que la crítica de éste trabajo pueda realizarse con la máxima información que el autor pueda ofrecer.

Los líquidos fijadores empleados fueron, en todos los casos, aldehidos, tetróxido de Osmio y acetato de Uranio. Los aldehidos empleados fueron glutaraldehido y paraformaldehido a las concentraciones de 2'5 y 1% respectivamente. El paraformaldehido se disolvió según la normativa de Pease (1964). El glutaraldehido empleado fue previamente sometido a purificación con carbón activo de acuerdo con la técnica de Gillett y Gull (1972), ya que ninguna de las marcas comerciales ofrecen garantías de suministrar un producto con fecha de envasado. La determinación de la eficacia de la purificación se consiguió mediante el análisis del espectro de absorción (ultravioleta), considerándose terminado cuando desaparecía el máximo de absorción a 235 nm. y quedaba solamente el pico de 280 nm. correspondiente al glutaraldehido (Fot. 2). Este reactivo de pureza comprobada fue titulado iodométricamente según el método de Frigerio y Shaw (1969), obteniéndose unas concentraciones de glutaraldehido entre 12 y 15%. En todos los casos, este reactivo se conservó en frascos de 25 c.c. herméticamente cerrados y congelados a -70° C. El autor quiere hacer constar que en este momento su profundo agradecimiento al Dr. Valor Perea y al Prof. Tamarit Torres, así como a la casa Perkin-Elmer, por la ayuda prestada en la obtención y evaluación de los espectros de absorción, y, en especial, a la señorita Luisa García Cohen, alumno interno, por su muy eficaz colaboración en el proceso de purificación y titulación del glutaraldehido.

El vehículo utilizado para disolver los aldehidos fue siempre el bien conocido fosfato de Sorensen 0'125 M , pH 7, cuya molaridad fue ajustada a 440 mOsM /l (320 para barrido) mediante adición de cloruro sódico, empleando, para determinación de la tonicidad, el descenso de punto crioscópico medido en un deltímetro "Advanced Instruments".

La elección de estos valores está basada en resultados previos sobre material hematológico y en las recomendaciones habituales, que establecen como óptimo una discreta hipertonía del buffer para la fijación en microscopía de transmisión (Schultz y Karlsson, 1965; Merchan et al., 1974) y, en cambio la iso o ligera hipotonía para barrido (Weakley e Ikbal, 1973). Al buffer se le añadió, además, 1-3 mM de calcio, dada la conocida acción estabilizadora del calcio iónico sobre los fosfolípidos (Leeson y Kalant, 1961). La adición de éste último compuesto se efectuó goteando lentamente, con agitación continua y manteniendo el buffer a 0-4° C para evitar precipitados.

En cuanto a la mezcla fijadora, en ocasiones se emplearon los aldehidos aislados, y, en ocasiones, conjuntamente (Karnovsky, 1965) aunque no existen diferencias entre unos y otros, por lo que el fijador más habitualmente empleado ha sido el glutaraldehido.

Las técnicas empleadas para fijar con la mezcla anteriormente comentada han sido, básicamente, cuatro, que designaremos como inmersión, perfusión sistémica, perfusión endolinfática y perfusión mixta (sistémica y endolinfática).

La primera de ellas consiste en anestesiar al animal (en todos los casos se emplearon 300 mgr / Kg. de solución acuosa de hidrato de cloral por vía intraperitoneal) y decapitarle inmediatamente, separando rápidamente los temporales y abriendo de inmediato la bulla, con lo cual queda expuesto el caracol. La base del mismo, a continuación, se separa del resto del peñasco y se sumerge en el fijador a 4° C, eventualmente después de practicar con una aguja otológica (y bajo control estereoscópico) una serie de orificios en la pared externa de la coclea para facilitar la penetración del fijador. Este proceso suele dar buenos resultados siempre y cuando el lapso transcurrido entre la decapitación y la inmersión en fijador de la pieza (con la lámina de los con tornos perforadas) no sea superior a los 2 minutos. Conviene reseñar que, si bien la metódica es básicamente igual para la microscopía electrónica de transmisión y barrido, en este último caso se obtienen mejores resultados (con ésta y con las restantes técnicas) si durante los diez primeros minutos de la fijación el fijador se encuentra a temperatura ambiente (22-25°C) pues, como se comentará más adelante, parece que una breve y enérgica acción de glutaraldehído no frío mejora notablemente la preservación de los finos detalles celulares.

El segundo método comentado consiste en la perfusión íntegra del animal por vía cardíaca empleando, bien un simple dispositivo que consta de un embudo de decantación unido a la canula (cateter de safena) mediante tubo de polietileno

en el que se intercala una ampolla cuantagotas o bien un apartado más sofisticado con presión y flujo regulables de forma continua y constante (Merchan et al., 1974). Con ambos aparatos el procedimiento es el mismo, incisión en la línea media del cuello para exponer la traquea e intubar al animal, al que se mantiene conectado durante todo el proceso a una bala de carbógeno con un respirator Manley intercalado (ritmo; 1-2 litros por minuto). A continuación se expone el peto costal y se seccionan las costillas del lado derecho poniendo un hemostato sobre las mamarias y evertiendo el peto costal; después se secciona el lado izquierdo, con lo que se expone el corazón. Después de inyectar sucesivamente 1 c.c. de nitrito sódico 0'1% y 250 u. de heparina por vía cardíaca, se abre ésta víscera, y se sujeta la cánula en la raíz aórtica mediante una ligadura, procediéndose entonces a comenzar la perfusión (presión inicial, 80-100 mm. Hg; flujo, 60 c.c. por minuto) y abrir el corazón derecho para evitar hipertensiones. Una vez que han circulado 350-400 c.c. de fijador, se procede a extraer el caracol por la técnica anterior.

Esta técnica, que es, con mucho, la más larga de ejecución de las empleadas (2-3 h.) no es, sin embargo, la que mejores resultados ofrece. En general, y aunque parezca sorprendente, los artefactos por autólisis son mayores que en la anterior, un hecho imputable bien a la dilución del fijador en los líquidos cocleares o quizás mejor a la peculiar microvascularización del oído, cuyos capilares, pese a la

heparina y al suero salino que antecede al fijador, rara vez parecen rellenarse perfectamente por el mismo. De hecho es excepcional encontrarlos vacíos de hematíes, un dato que por si mismo ilustra lo anteriormente expuesto. En conjunto, esta técnica no ha rendido en el órgano de Corti unos resultados equiparables a los habituales en otros lugares, motivo por el cual fue pronto desechada como método habitual para nuestro propósito.

La fijación por perfusión perilinfática es, por el contrario, el método de elección, y con el se han efectuado la mayoría de las observaciones. Esta técnica, consiste en hacer circular el fijador por el interior de la coclea. Nosotros habitualmente la practicamos "en vivo" con el animal anestesiado y después al exponer el caracol previa desarticulación de la mandíbula y desinserción de la musculatura de la región. Una vez efectuada esta manipulación, que si se ejecuta correctamente no interfiere en absoluto el riego sanguíneo del oído, se procede a practicar, mediante una aguja otológica, sendos orificios en el apex y base del caracol, introduciendo por este último la punta de una pipeta de Pasteur adelgazada a la llama que, a su vez está conectada a una bureta elevada 50 cm. del plano de la mesa y llena de fijador. Con este dispositivo se hace circular por la coclea 40-50 c.c. de fijador frío (0-4°C) durante 30' y acto seguido se extrae la coclea y se practican en la misma orificios amplios, como en el caso de la fijación por inmersión. Una vez abiertos, la pieza se deja durante 60 min. en el

fijador a 4° C.

El último proceder, perfusión mixta, consiste en practicar una perfusión sistémica una vez que está en marcha la anterior. Es un método sumamente engorroso y que no reporta ventajas significativas sobre el precedente, de suerte que sólo lo hemos empleado en contadas ocasiones.

El tratamiento posterior de las piezas no presenta tantas variantes. Las cocleas, una vez fijadas en aldehidos por uno de los procedimientos anteriores, se lavan brevemente (10-15 min.) en el mismo buffer y se osmifican en tetróxido de osmio disuelto recientemente al 2% en idéntico vehículo que los aldehidos. Una vez finalizada la osmificación (90 min. a 4°C), la técnica varía ligeramente según sea de material para microscopía electrónica de transmisión o de barrido, razón por la cual se comentarán diferenciadamente.

A) Microscopía Electrónica de Transmisión

Para preparar las muestras para microscopía electrónica de transmisión las piezas, ya osmificadas, se sumergen en el tampón, y, bajo control estereoscópico, se terminan de extirpar, con agujas otológicas, los fragmentos de lámina de los contornos, con lo cual queda el caracol membranoso (intensamente teñido en negro por el osmio) unido únicamente a la lámina espiral. En esta situación, y mediante tijeras de iridectomía con puntas especialmente afiladas, se separan las membranas del componente óseo, tarea ésta extraordinariamente meticulosa debido a las exiguas dimensiones de estas

membranas (habitualmente se obtienen fragmentos de 3 mm. de longitud por 0'5-1 de espesor). En este sentido no podemos dejar de mencionar la concienzuda e incansable labor de la Dra. Ludeña de la Cruz, tanto en lo referente a la delicadísima extracción de estas membranas como a su ulterior procesamiento.

El primer paso del mismo es recoger los finos fragmentos obtenidos en tampón de acetato de veronal (Michaelis) pH 5'6, donde se mantienen por espacio de 15 minutos a 4° C. Una vez transcurrido este lapso, se reemplaza el líquido (de aquí en adelante las piezas no se pueden tocar con instrumento alguno) por una solución de acetato de uranio 0'5% en el mismo buffer, donde se mantienen a 0°C por espacio de 60 minutos a cubierto de la luz. El acetato de uranio se prepara inmediatamente antes de su uso, y los posibles precipitados se descartan mediante centrifugación. Después del uranio, las piezas se lavan de nuevo en buffer frío (15-20 minutos) y se procede a prepararlas para la inclusión.

Este proceso es especialmente crítico, ya que, dado el aspecto filiforme de las piezas, la ultramicrotomía es especialmente complicada. Aunque se han ensayado varios métodos de inclusión (Epon, Spurr, Vestopal), ninguno de ellos ha proporcionado mejores resultados que la Araldita utilizada rutinariamente en el laboratorio, razón por la cual esta quedó finalmente como sustancia "standart". Si es importante, sin embargo, efectuar antes de la inclusión en araldita, una inclusión en agar, como único procedimiento para

suavizar las diferencias de elasticidad y dureza entre el tejido y el plástico. Como es bien sabido, siempre existen, en los márgenes de las piezas incluidas, una pequeña banda donde los fenómenos de compresión son mayores, problema éste que, de ordinario, tiene poca o ninguna importancia si el tallado piramidal del taco de inclusión es correcto y con él se elimina todo el medio de inclusión que rodea la pieza. Esto último, sin embargo, es imposible en el órgano de Corti, ya que los espacios intercelulares del mismo (túnel de Corti, espacios de Nuel, etc.) son casi iguales, volumétricamente hablando, que en el espacio celular, y, por lo mismo, los problemas de compresión, etc., no existen sólo en la perifería sino también en el seno del tejido; más aún, tampoco el plástico circundante puede eliminarse por completo, ya que ello supone perder la posibilidad de estudiar las zonas periféricas (limbo, surco externo, etc.) que, en nuestra opinión, son altamente interesantes.

Todo este cúmulo de razones ha sido el que nos ha hecho incluir en agar antes de la deshidratación. Para ello, se prepara una solución que contenga un 0'5% de Bactoagar y un 3'3% de Tryptoser blood agar; esta solución se deja enfriar a 40°C y en ella se meten las membranas, dejando a continuación que se alcance la solidificación y procediendo entonces a tallar pequeños cubos (3-5 mm. de lado) que contienen el tejido y que son los que se someten a deshidratación.

Este paso se ha efectuado en acetonas de gradación as
cendente, permaneciendo 10-15 minutos en cada una de ellas
excepto en la acetona de 70° en la que los bloques se abandon
nan durante toda la noche. Este tiempo está condicionado no
sólo por la metódica general del laboratorio sino, y sobre
todo, por la necesidad de que el agar adquiriera una consisten
cia idónea para la microtomía. Con la misma finalidad se uti
liza un tiempo de 60 minutos en acetona pura, pasando al óxid
o de propileno (30 minutos) y la araldita, cuyos tiempos y
proporciones son los habituales en el laboratorio, aunque va
riando algo las concentraciones de endurecedor y plastificant
e para conseguir el mejor grado posible de elasticidad y du
reza. Los bloques se preparan en moldes planos, intentando
orientar las membranas de forma que se puedan seccionar se
gún los tres planos del espacio. Este intento, sin embargo,
sólo fue fructífero en contadas ocasiones, ya que la regla
es que el material se corte oblicuamente.

De todos los bloques se obtuvieron cortes de 1-2 mi-
cras mediante un Piramitomo LKB, que se tiñeron con Azul de
Toluidina. Mediante estos cortes panorámicos, y utilizando
oculares con cuadrícula, se pudieron seleccionar áreas cono-
cidas para ultramicrotomía, tallándose en el mismo bloque
distintas mesas al efecto. Los cortes ultrafinos obtenidos de
estas mesas (color de interferencia, gris) mediante un ultra-
microtomo LKB-III se recogieron en rejillas de cobre de 200
mesh filmadas con Formvar y reforzadas con carbón y se con-
trastaron con acetato de uranio (Watson) y citrato de plomo

(Reynolds).

Las preparaciones se han estudiado en microscopios electrónicos Hitachi HU-12 A, Zeiss EM-10 , trabajando a 60-125 Kv. de potencial de aceleración, aunque la mayor parte de las fotografías que acompañan a este texto provienen del instrumento Hitachi.

B) Microscopía Electrónica de Barrido

El procesado de las muestras para esta técnica en los pasos subsiguientes a la fijación, es algo distinta a la hasta ahora expuesta, ya que, como es bien conocido, el campo a examinar no corresponde al interior de la muestra sino a la superficie de la misma, lo cual, a su vez, permite prescindir de la inclusión y seccionamiento; se introducen, sin embargo, otros procesos, como los de desecación, recubrimiento, etc. En realidad, estos pasos, y, por supuesto, la fijación, están fuertemente condicionados por las características del aparato, que por ser un instrumento de relativamente reciente introducción en la investigación analítica es aun mal conocido. En los párrafos siguientes comentaremos, de forma sumaria, los puntos más esenciales del mismo, ya que sólo su conocimiento previo permite comprender la razón de muchas de las variantes técnicas introducidas.

Los orígenes del microscopio electrónico de barrido se remontan a los trabajos pioneros de Knoll (1935) y Von Ardenne (1938), quienes establecieron que la emisión de electrones generada por la incidencia de un haz de electrones de

de alta energía sobre una superficie podría utilizarse para obtener una representación gráfica de la misma; con estos principios, Zworrykin (1942) construyó el primer microscopio electrónico de barrido y, en 1965, la colaboración entre la casa Cambridge Scientific Instruments y el grupo de físicos dirigidos por el Prof. Oatley condujo a la aparición del primer instrumento comercial, cuyos rasgos genéricos no son muy distintos de los de los microscopios actuales.

La base de los mismos recuerda en cierta forma el funcionamiento de una cámara de televisión. El haz de electrones generado en el cañón (cuyo diseño es semejante al de el microscopio electrónico de transmisión) se condensan mediante distintos campos electromagnéticos intercalados en la columna, en un "spot" muy reducido (10 nm. Pearse, 1963),

sobre la superficie de una muestra. Este spot, gracias a un grupo de bobinas, se mantiene en movimiento continuo, de forma que barre línea a línea toda la superficie de la muestra. El choque de estos electrones de alta energía con la superficie de la muestra determina distintos fenómenos, de los que los más significativos son la reflexión de electrones de alta energía (emisión primaria o retrodispersa), la emisión por parte de la muestra de electrones de baja energía (emisión secundaria), fotones rayos X y electrones Auger. De todas estas radiaciones, solo los electrones primarios y secundarios se utilizan en la formación de la imagen, en tanto que los rayos X se pueden utilizar como

método de detección y de elementos del sistema periódico (microanálisis) y los fotones para analizar distintas configuraciones atómicas (cátodo-luminiscencia). A su vez, los electrones reflejados, en los microscopios actuales, se utilizan cada vez menos ya que la razón señal//ruido que permiten es muy inferior a la obtenible mediante el empleo de la emisión secundaria.

Estos electrones secundarios producidos por la muestra son recogidos por un detector (escintilador) y enviados a un amplificador (este sistema, que es el punto capital en el rendimiento del instrumento, fue diseñado en 1960 por Everhart y Thanley), que a su vez determina el potencial del electrodo de modulación en un tubo de rayos catódicos, donde la corriente se transforma, como ocurre en los receptores de televisión, en una señal digital de voltaje. La formación de la imagen en este tubo depende por tanto, de los electrones que emergen de cada punto de la muestra; dicho en otras palabras, la corriente que de un punto se recibe en el tubo de televisión está determinada por las características del punto que emite el electrón (topografía, composición, etc.), que de esta forma queda reflejado en la pantalla del monitor. Esta imagen se construye, por tanto, punto a punto y no de forma global como en el microscopio de transmisión, y puede estar altamente amplificada respecto a la superficie original, ya que el tamaño de la superficie del tubo de rayos catódicos es considerablemente mayor que el tamaño de la superficie barrida por los electrones.

La Fig. 3, expresa, esquemáticamente, todo lo anterior.

Una vez conocido el microscopio de barrido, pasaremos a estudiar las técnicas empleadas por nosotros en la preparación de muestras para el mismo. Comentaremos los aspectos más esenciales de la fijación, deshidratación, desecación (un paso impuesto por la necesidad de examinar las muestras en alto vacío) y recubrimiento, técnica esta última que consiste en recubrir la superficie de una fina capa metálica (20-30 nm. de espesor) para mejorar la emisión de electrones secundarios a la llegada del haz, ya que esta emisión, muy abundante en los elementos de elevado número atómico, es por el contrario, muy pobre en material biológico, donde dichos elementos (oro, paladio, etc.) son escasos.

En realidad, la corta vida de la microscopía de barrido en el campo de la investigación biológica obliga en múltiples ocasiones a la improvisación, cuando no a la aplicación de la técnica para la microscopía de transmisión. Es evidente que en el momento actual ya se empiezan a preparar las muestras con ciertos aspectos propios para la técnica, pero aún nos vemos obligados, a costa de ciertos artefactos, a aplicar procesos más o menos similares a los aplicados en transmisión, variando algunos parámetros como la temperatura o la molaridad. En general, y aunque pudiera parecer lo contrario, esta técnica obliga a la fijación de la muestra en su totalidad y no solo en la superficie, ya que de no suceder así es muy frecuente observar como las muestras no resisten el haz de electrones, resquebrajándose lentamente, e

impidiendo, como se verá luego, el enfoque de una zona en particular. Respecto a la molaridad de los fijadores, parece ser, y así lo hemos considerado nosotros, que la especial sensibilidad de las superficies, favorece la aplicación de fijadores normo o ligeramente hipotónicos en la técnica de microscopía de barrido, de acuerdo con los estudios de Sweakley e Iqbal (1973). Respecto a la temperatura ha seguido la pauta de Lin (1973), que aconseja aplicar el fijador a 37° para la fijación de las finas prolongaciones, modificada al aplicar algo menos (25°) y durante menos tiempo (30 minutos), prosiguiendo la fijación en frío. Los trabajos de Barber y Burkholder (1975) aconsejan, por otra parte, temperaturas algo más bajas (aproximadamente 25 a 30°) y confirman las aseveraciones de Lin sobre la mejor preservación de las prominencias delgadas y los finos relieves celulares. En este sentido la aplicación por nuestra parte de líquidos fijadores a 28° durante 90 minutos, provocó visibles alteraciones en las preparaciones, quizá condicionadas por la no adecuación de la composición del fijador y las altas temperaturas. En todo caso, la aplicación inicial de los fijadores aquí descritos a la temperatura citada, durante 30 minutos, continuándose la fijación a 4° ofreció mejores resultados que cuando se realizó todo el proceso en frío.

La disección estereoscópica del caracol obliga a aplicar todos los medios posibles para evitar la desecación prematura de las muestras. En este sentido, se aplicó una

fuentes de luz fría y durante todo el proceso se procuró un goteo constante de tampón de Michaelis (v.s.). Para la disección se utilizaron agujas otológicas, microfresa de Portman con cabeza de diamante, pinzas de relojero y tijeras de iridectomía.

Los temporales se fijaron a la platina del estereomicroscopio mediante un soporte especial construido para el caso. Se fresó exclusivamente la región infraósea del caracol, es decir, toda la región próxima a la entrada del nervio acústico; de este modo se consiguió desinsertar la lámina de los contornos, quedando expuesto el espacio endococlear y sus estructuras. La extrema transparencia de las membranas del oído interno aconseja que esta operación se realice tras la postfijación en tetróxido de ósmio, ya que de este modo, el tono oscuro que adquiere el caracol membranoso guía al disector en el curso de todas estas delicadas manipulaciones.

Como consecuencia de la extirpación de la lámina de los contornos se producen sobre la muestra dos consecuencias muy a tener en cuenta: la primera, que la membrana rota por la manipulación, si se rompe en la zona próxima a su inserción más externa cae sobre el órgano de Corti ocultándolo y la segunda que esta estructura al perder su inserción distal se hace mucho más sensible a las distensiones mecánicas, incurvamientos, etc.

La primera situación se solventó mediante la extirpación, caso de interesar para la observación posterior de la

membrana de Reissner por su raíz mediante unas pinzas de relojero especialmente afiladas. La segunda requirió de un tratamiento cuidadoso durante el procesado ulterior, evitando los roces con las paredes de los recipientes. En este sentido tenemos que hacer notar las especiales características de la disección de la espira basal. Esta espira, por presentar una región inferior de mayor densidad ósea, posee un plano de desprendimiento de la lámina de los contornos que sigue una línea aproximadamente paralela al plano de la membrana basilar; por ello en esta región el órgano de Corti mantiene su inserción distal ofreciéndonos imágenes, las únicas de barrido, del ligamento espiral externo

Finalmente se extirpó con tijeras de iridectomía la pared externa de la rampa media (prominencia y estría vascular) ya que su disposición y el mantenimiento rígido tras la extirpación de la lámina de los contornos ocultaban las estructuras del órgano de Corti al interponerse en la trayectoria del haz de electrones.

Tras la disección se realizó un lavado de 60 minutos (10 pases) en buffer de Michaelis (v.s.) y se procedió a la deshidratación con acetonas ascendentes. El proceso de deshidratación resultó ser muy crítico, ya que tiempos muy prolongados ó excesivamente cortos provocan la eliminación de algunas cocleas. Así pues, se aplicaron lapsos de deshidratación de 8 minutos, realizandose dos pases en cada acetona, con excepción de las acetonas de 90 y 100, que fueron de 10 minutos.

La desecación es un proceso sumamente delicado en la metodología general de la microscopía electrónica de barrido, ya que en su curso pueden aparecer retracciones que hagan invisible el material. Estas retracciones y resquebrajamientos, que son la norma cuando se emplea el secado natural (es decir, al aire), se reducen bastante empleando lo que se conoce como desecación al punto crítico, una técnica que desde su enunciación por Anderson (1951) ha ido imponiéndose paulatinamente y es imprescindible en casi la totalidad de los campos de investigación biológica.

El fundamento de la misma consiste, en pocas palabras, en reemplazar, en el seno del tejido, el agente deshidratante por un líquido más volátil que a su vez se sustituye por anhídrido carbónico (ó nitrógeno) líquido. En esta situación la pieza se somete a unas condiciones de presión y temperatura en las que el cambio de estado ocurre sin variación de volumen (punto crítico), de suerte que la evaporación del carbónico, y por tanto la desecación del tejido, no conlleva retracciones ni distorsión alguna. Evidentemente el proceso ha de realizarse en una cámara con presión y temperatura regulables. La técnica de desecación empleada en nuestro departamento se realizó en un aparato de punto crítico Hitachi HCP-I, aplicando acetato de amilo como líquido intermediario, con una pauta consistente en la inmersión durante cinco períodos de diez minutos en concentraciones progresivamente crecientes de acetato de amilo en acetona deshidratada (25%, 50%, 75%, 100%, tres pases); posteriormente

se aplicó el aparato de punto crítico, en el que empleamos anhídrido carbónico. Las piezas extraídas del líquido intermedio se dejaron desecar al aire durante un tiempo no superior a un minuto y se introdujeron en cápsulas dentro de la cámara de muestras, previamente enfriada a -15° por la extracción brusca de gas. Una vez cerrada la cámara se llenó y vació cinco veces lentamente, manteniendo cada vez la temperatura al mínimo durante diez minutos. Finalmente se llenó una última vez y se aplicó una temperatura inicial de 42°C que se subió hasta 47 cuando la presión alcanzó los 100 ks/cm^2 . Alcanzadas las condiciones de punto crítico, se mantienen durante 10 minutos, vaciándose el gas lentamente y extrayendo las muestras cuando la temperatura alcanzó la temperatura ambiente. Las muestras así procesadas mostraron la rigidez esperada de las estructuras superficiales, que se contrastó con otras muestras desecadas al aire.

Unas veces tras la desecación y otras antes de deshidratar se procedió a la preparación de las muestras para ser fijadas sobre el portamuestras.

Para fijar las muestras al porta se empleó pasta semiconductora de plata, y que una vez secas se dejan expuestas durante dos horas a los vapores del ácido ósmico, después de lo cual se almacenan en la cámara de desecación de un microscopio electrónico hasta el momento de proceder a su recubrimiento y estudio.

El proceso de recubrimiento, como ya hemos mencionado anteriormente, consiste en depositar una capa delgada de un metal con alto poder de emisión (oro en nuestro caso) que recubra hasta los mínimos detalles de la muestra. Esta capa ha de ser suficientemente gruesa como para proporcionar abundantes electrones secundarios pero no tanto como para que, al incidir sobre ella el haz del microscopio, se cargue excesivamente (sobrecarga) de electrones, ya que ello falsea la imagen por cuanto la imagen ya no corresponde a la superficie de la muestra sino a la capa de metal, que se comporta de forma autóctona. En realidad el problema de las distorsiones de imagen por sobrecarga es de los mas complejos de toda la técnica de barrido, ya que dado lo anfractuoso de la superficie, es frecuente que cuando en unas áreas la película de oro es adecuada, en otras es excesiva (sobrecarga) ó muy escasa (falta de brillo).

En los primeros ensayos efectuados con un evaporador Hitachi HUS-4GB se intentó evitar la sobrecarga recubriendo primero con carbón, en un intento de que el exceso de electrones fuese vehiculado al porta (y a tierra) por este. Este procedimiento, que a veces es eficaz, no se ha empleado rutinariamente, ya que es preferible usar un dispositivo de "sputtering" (en nuestro caso un EMScope Sputter EM-Coater), que produce recubrimiento mas homogéneo que el evaporador. El principio de este último es evaporar metales por calentamiento en alto vacío, de forma que las partículas evaporadas se depositan en la campana del aparato

y por supuesto en la muestra. Aunque el procedimiento es en principio aceptable, las partículas evaporadas son demasiado gruesas e irregulares, lo que no ocurre en el sputtering; este proceder consiste en recubrir la muestra con átomos (partículas homogéneas y muy pequeñas) que se liberan de un pan de oro bombardeando el mismo con cationes, y sus resultados son mucho mejores que los que hemos obtenido con el evaporado .

De cualquier forma y tanto en el caso del evaporado como del sputtering, un hecho absolutamente capital para evitar la sobrecarga es tallar una base de implantación en el porta lo más ancha y lisa posible, de forma que asegure una buena vehiculización a tierra de los electrones incidentes. Esta necesidad, que no se obvia por el empleo del "sputter-coater" es, en la practica, uno de los momentos más delicados de la técnica; nosotros lo practicamos en material ya desecado y, posiblemente éste es el punto donde mayor cantidad de cocleas se estropean, ya que hay que remover todo el hueso posible respetando el modiollo y, a continuación, alisar la superficie así creada. Por lo demás, incluso empleando todos estos artificios, no se puede garantizar la total ausencia de efecto de sobrecarga en algunas muestras, recurriendo, en estos casos, a la aplicación de grafito coloidal sobre los puntos de contacto con el porta muestras.

El aparato utilizado para el examen de las muestras ha sido un Hitachi HHS-2R trabajando a 10-20 Kv de acelera-

ción. En general las mejores imágenes se consiguieron con voltajes bajos, que no dañan la muestra y, por su escasa penetración, dan una imagen libre del ruido derivado de la emisión de zonas profundas. Este aparato, como todos los de su índole, está provisto de una cámara portamuestras que posee cuatro ejes de desplazamiento (2 de desplazamiento lineal, 1 de inclinación y 2 de giro). Las características tan especiales de las muestras estudiadas obligaron a aplicar una técnica de observación igualmente específica.

Las cocleas se fijaron sobre los portas en posición, lo más central y lo más recta posible, de tal modo que el eje de giro de la platina coincidiera con el eje mayor de la coclea. De este modo, se aplicó una sistemática consistente en estudio ascendente de las espiras mediante el giro del portamuestras y con inclinación a 40° de todas las espiras en el momento de estudiarlas con detalle, volviendo a la primitiva posición para cada giro y puesta en posición. De este modo se verificó el estudio general a pequeños y a medianos aumentos. El estudio de detalles o regiones especialmente ocultas e irregulares obligó a la realización de operaciones más o menos complejas como la inclinación a 30° del plano del porta de la muestra, para observar la cara retrocililar de la superficie de las células ciliadas, o la ruptura de zonas concretas para la observación de planos profundos (células de Deiters, túnel de Corti, etc.).

Con lo dicho hasta aquí creemos haber expuesto con suficiente precisión todo el arsenal técnico empleado que, evidentemente es mucho, muy complejo y con algunos procedimientos escasamente conocidos.

Evidentemente y por los motivos anteriormente expuestos, ha sido necesario incluir una metodología que en la actualidad está descartada pero que en los comienzos de esta experiencia hace tres años, permitieron obtener algunas, muy pocas, de las ilustraciones adjuntas. En la actualidad, sin embargo, la metódica está absolutamente perfilada y constituye el resumen de los esfuerzos realizados en los últimos años.

59

R E S U L T A D O S
=====

Dado que es compleja una sistemática basada simultáneamente en la morfología y la función como sería de desear, hemos optado por estudiar la rampa media dividiéndola, desde un punto de vista puramente topográfico, en regiones que tienen una entidad morfológica propia. En este sentido se considerará, en primer lugar, el límite superior de la escala media, la membrana de Reissner, para proseguir con el espolón endolinfático o limbo espiral interno, estrechamente relacionado con la membrana tectoria, motivo por el cual sucede esta estructura a la anterior en el curso de la exposición. A partir de aquí la descripción acometerá, linealmente, el estudio morfológico de las zonas sucesivas en el sentino interexterno, desarrollándose los capítulos referidos a las regiones interna, de los pilares y de las células ciliadas externas, para concluir en el punto de partida después de revisar la región externa y la estria vascular. Después de analizar todas estas áreas, que están expresadas gráficamente en el frontis, se comentarán los hallazgos más significativos referentes al soporte inferior de la escala media, la membrana

basilar y de sus anclajes interno y externo, pues, como se vera, este último (ligamento espiral interno) es un área pobremente conocida pese a su potencialmente enorme significado funcional.

62

MEMBRANA DE REISSNER

La membrana de Reissner es una bicapa de células que separa la rampa vestibular de la coclear y que se inserta en la zona medial de la cara superior del limbo, tomando una inclinación sobre la horizontal del mismo de unos 40 a 45° y dirigiéndose, según esta directriz, a fijarse sobre la cara externa del caracol membranoso.

Las dos caras de la membrana (Fot. 1,2,3,4 y 5), clásicamente denominadas endó y perilinfática, según el líquido que las baña, presentan características morfológicas absolutamente diferentes y están relacionadas entre sí por una tercera capa de 0'5-1 micra de espesor, no celular, compuesta por una membrana basal (en contacto con las células de la cara interna) y por un material anhisto, en el que a veces aparecen cortas y finas fibrillas dispuestas anárquicamente (Fot. 3 y 5). Este material, por regla general de baja densidad electrónica, serpentea adaptándose a las irregularidades de

la membrana de ambas caras,rellenando los espacios que dejan entre ellas (Fots. 3 y 4). Con él, la membrana basal,de 125 Å de espesor, se adapta a los más mínimos relieves de la célula endolinfática (Fots. 3 y 4).

La cara perilinfática es un estrato monocelular de células grandes, extendidas superficialmente y extraordinariamente delgadas excepto en la zona perinuclear (Fots. 1 y 2). Suelen presentar prolongaciones a veces escasas y cortas (Fots. 1 y 2) y a veces largas y abundantes (Fot. 3). La marcada delgadez del citoplasma es,con mucho, la característica más evidente, siendo este fenómeno más marcado aún a la observación con microscopía electrónica de barrido (Fot. 6), donde los núcleos son verdaderas proyecciones y la membrana deja ver finas rugosidades, probablemente subyacentes a la célula.

La forma de estos elementos, habitualmente redondeados u ovales, confiere a esta capa, en superficie, el aspecto de un enlosado (Fot. 6) cuyos límites, en general, suelen estar adaptados entre si. Esta coaptación no es continua, ni desde el punto de vista funcional (uniones) ni desde el puramente mecánico, ya que como podemos ver en la Fot. 1 existen soluciones de continuidad amplias entre dos células adyacentes de la cara perilinfática. El núcleo, normalmente fusiforme (adaptándose al conjunto del aspecto de la célula), presenta una cromatina laxa, distribuida, aunque no de forma muy marcada, junto a la membrana nuclear (Fot. 3). En esta región el citoplasma merece una descripción más extensa, ya que

aquí se encuentran situadas la mayor parte de las organelas. Aunque la zona perinuclear puede ofrecer el aspecto de la Fot. 1, es decir, un simple ensanchamiento del área citoplásmica, en otras ocasiones podemos encontrar gran cantidad de prolongaciones que se interdigitan y cubren unas a otras formando pequeñas uniones entre si (Fot. 3, flechas).

Las prolongaciones suelen presentar mitocondrias y algunas vesículas de micropinocitosis como fenómenos más destacables en las zonas próximas a su arranque (Fot. 3). El curso de estas expansiones citoplásmicas perinucleares es, con diferencia, el más accidentado de todos los observados en el oído interno, formando imágenes más complejas todavía que las de las células de recubrimiento de la membrana basilar (v.i.) Estas prolongaciones suelen nacer del citoplasma perinuclear como finos elementos, presentando a veces base de implantación algo más ancha y luego múltiples dilataciones y estenosis. Se suelen ramificar, pero también es posible que terminen arrollándose sobre si mismas. Si se ramifican, emiten muy cortas expansiones que finalizan, tras breve recorrido, en fondo ciego y romo o bien se interdigitan con prolongaciones adyacentes, estableciendo sistemas de interconexión con forma de H (Fot. 3). Las ramificaciones largas y tortuosas, propias solamente de algunas zonas (siempre perinucleares) de la membrana de Reissner determinan, así, un enrejado laberíntico que deja espacios filiformes u ovals, según el grado de aproximación de las prolongaciones. Las ramificaciones cortas, propias generalmente de las expansiones superfi-

ciales pueden, por el contrario, encontrarse a cualquier nivel de la célula y del conjunto de la membrana de Reissner.

A nivel de la inserción sobre el limbo espiral, las células de la cara perilinfática verifican anclaje muy somero, diversificándose en una amplia red de finas prolongaciones que se apoyan sobre un tapiz de células planas, muy interdigitadas entre si y que muestran abundantes dispositivos de unión, que se expresan, generalmente, como condensaciones de membrana bilaterales apoyadas sobre una interlinea clara (Fot. 8a, detalle). En este punto es frecuente observar como unas células cubren a las adyacentes en su superficie mediante una fina prolongación, reforzándose en la zona de contacto de las uniones antes descritas (Fot. 8a). En conjunto, y aunque este punto lo trataremos en mayor profundidad al hablar de la cara endolinfática, la cara perilinfática no muestra especiales características de fijación al limbo, a diferencia de lo que ocurre con la otra cara de la membrana de Reissner.

La cara endolinfática de la membrana de Reissner es, de las dos, la capa más rica en detalles morfológicos. Se trata de células de mayor espesor y densidad que las perilinfáticas (Fots. 1 y 2) y que, en superficie, poseen abundantes microvillis, preferentemente acumulados en las zonas de contacto de las membranas (Fot. 7). Este acúmulo de villis en localización tan precisa permite siluetear las células y establecer su forma. Son, pues, los elementos de esta cara de contornos poligonales, con sus membranas íntimamente adapta-

das entre si y conformando una imagen parecida a un mosaico (Fot. 7).

La membrana celular tiene interés tanto en sus caras laterales como en la superior e inferior. En la cara superior, las microvellosidades se muestran como finas y pequeñas excrecencias finalizadas en punta (Fots. 1,2,4,5 y 7) y se distribuyen respetando la zona inmediatamente en contacto con el relieve nuclear. La altura media de los microvillis es de aproximadamente 0'4 micras, presentando amplios márgenes de variación según la zona a estudiar; esta variación no guarda ningun tipo de patrón, ni espiral ni regional. En la base de estas microvellosidades es frecuente encontrar vesículas pequeñas delimitadas por membranas, posiblemente de origen micropinocitótico (Fot. 4).

Las caras laterales de la célula, considerando como tales las áreas de contacto entre dos células contiguas, muestran uniones de membrana (Fot. 1,2,3 y 5) que, estudiadas a gran resolución y en corte perpendicular (Fot. 2,detalle), resultan ser áreas de aposición íntima. Esta unión llega incluso a manifestarse como fusión de la hoja externa de las membranas, conformando una interlinea de un espesor de 7 nm.;

estas zonas de fusión, de caracter puntiforme, alternan con otras en las que ambas células están separadas por una hendidura de alrededor de 7 nm. El número de puntos de fusión varía apreciablemente con la longitud de la unión y, por supuesto, con la incidencia del corte, pero una estimación semicuantitativa permite establecer unos 5-6 puntos de

contacto por unión. En cuanto al contenido intercelular, en los lugares en que éste se aprecia parece ser de densidad elevada, siendo éste un hecho que, junto a la existencia de refuerzos densos en la cara citoplásmica de ambas membranas, da una imagen como en negativo de las mismas debido al desdibujamiento de las líneas oscuras, que se continúan con las mencionadas densidades intercelulares y citoplásmicas y producen un aumento subsiguiente de contraste de la interlínea (Fot.2, detalle). El material denso mencionado en la cara citoplásmica no presenta una distribución topográfica fija ni tampoco una configuración morfológica definida. En este sentido, no parecen existir en el mismo relaciones de simetría estimables, de suerte que, en ocasiones, aparecen acúmulos lineales y contrapuestos, en otras son dentados, en otras no presentan contrapartidas al otro lado de la unión, etc.

La cara en contacto con la membrana basal presenta dos diferentes tipos de invaginaciones, unas de pequeño tamaño y otras mayores. Las primeras, en relación con fenómenos de micropinocitosis, son más frecuentes en las zonas no juncionales de la célula (Foto 4), mientras que las grandes invaginaciones, o por mejor decir, interdigitaciones, suelen corresponder a las zonas de contacto (Fots. 1,2,3 y 5). En estos puntos las caras laterales suelen interdigitarse profusamente, estableciendo así una hendidura finalmente sellada por la unión superficial antes mencionada, debajo de la cual existe, a veces, una unión de aspecto adherente (Fot. 2). Las características de las prolongaciones de membrana a éste

nivel no guardan ningun patrón digno de mención, ya que en unas zonas son finas y estan muy próximas, mientras que en otras son más gruesas y están más alejadas (Fots. 1,2,3 y 5).

El citoplasma presenta una densidad moderadamente alta y en su interior es de destacar, aparte del glucógeno y de algunas mitocondrias pequeñas, redondeadas y con matriz oscura (Fot. 3), un gran desarrollo del sistema vacuolar, que comprende tanto abundantes vesículas recubiertas (Fot.4), a veces en continuidad con el espacio extracelular, como cuerpos densos de aspecto lisosomal y cisternas alargadas de aparato de Golgi o de retículo endoplásmico liso sin ordenación definida. Un dato prominente es la existencia de grandes vesículas, limitadas por una membrana trilaminar y bordeadas por cisternas de retículo endoplasmático liso. Estas grandes vesículas, a veces de hasta 24 micras de diámetro máximo, pueden exhibir un material flocular, de aspecto algo donoso e irregularmente distribuido, aunque parece disponerse de preferencia en la perifería. A este nivel, además, es posible encontrar abundantes vesículas, algunas incompletamente cerradas y limitadas también por una membrana de tres hojas (Fots. 1,2 y 4).

Otro dato llamativo, aunque igualmente inconstante, es la presencia de formaciones esferoideas no limitadas por membrana y con densidad electromicroscópica semejante a la grasa. Estas gotas, que son de mayor tamaño cuanto más próximas al polo mundial, pueden sorprenderse a veces en contacto con la luz (Fot. 5), sugiriendo, como se discutirá luego, la

existencia de un recambio activo de las mismas.

La inserción de esta capa de la membrana de Reissner sobre el limbo espiral interno presenta peculiaridades específicas, puesto que en lugar de superponerse sobre el mismo, (como hace la capa perilinfática) o terminar en un punto de fijación, la lámina de células se refleja, estableciéndose a este nivel un enlosado de 3 ó 4 células (Fots. 8a y b). Las células de reflexión de esta cara de la membrana muestran características diferentes de las otras, dado que su polo inferior pierde las interdigitaciones y se provee de refuerzos de membrana en forma de condensaciones. La membrana basal, a su vez, sufre la misma suerte de reflexión que las células, continuándose ininterrumpidamente con el primer complejo de células interdentes (Foto 8a). El conjunto de esas 3 ó 4 células de la membrana de Reissner dispuestas sobre el limbo es un punto de importancia topográfica, ya que, como veremos más adelante, aproximadamente a este nivel existe un importante cambio en la configuración morfológica del limbo espiral interno. La importancia topográfica se incrementa si consideramos que el límite entre la última célula endolinfática de la membrana de Reissner y el comienzo de la membrana tectoria (porción no fibrilar) es de muy pocos nanómetros, como se verá luego. Las células de reflexión de la cara endolinfática son, por otra parte, estructuras especialmente prominentes en tamaño y en densidad de organelas (Fots. 8a y b), fenómeno éste que se comentará más ampliamente en la discusión de los hallazgos.

71

LIMBO ESPIRAL INTERNO

El limbo espiral interno, también conocido como cinta ó habénula surcada, es una estructura de transición entre el modiollo (y el ganglio espiral) y el órgano de Corti, siendo, por lo tanto, el punto de inserción y confluencia de diversas estructuras, como las membranas basilar, de Reissner y tectoria. Su forma en conjunto, ilustrada en la Fig. 5, presenta el aspecto de un espolón cuya composición tisular veremos de clarar con la descripción que prosigue.

Para estudiar la formación que nos ocupa, y aplicando la terminología anatómica, distinguiremos, para facilitar la exposición, dos caras (externa y superior) y un borde (el superoexterno) reales, y dos caras (inferior e interna) virtuales, la inferior ocluida por la basilar y la interna en continuación directa con el modiollo. Entre estos límites queda comprendido un tejido especial, que en atención al aspecto de sus células, a su vascularización y a la existencia de

fibrillas intercelulares será designado, de ahora en adelante, como corion límbico. Obviamente, las caras inferior e interna que son, en realidad, imaginarias, no serán objeto de descripción, ya que su existencia no tiene otro sustento que el estrictamente expositivo.

El corion límbico es un tejido sumamente especial que se situa dentro del área anteriormente mencionada y que se continúa insensiblemente con el material de la capa media de la membrana de Reissner y con la membrana basilar, como se establecerá oportunamente. De hecho, las células aplanadas que revisten las superficies perilinfáticas de ambas membranas forman un revestimiento discontinuo de este corion que, por lo tanto, está en contacto (o al menos en proximidad) con las rampas timpánica y vestibular. Por el contrario, se encuentra claramente aislado de la rampa media, no solo por una serie de barreras celulares que serán comentadas luego, sino también por una lámina basal continua que se interpone entre el corion y las células en contacto con la endolinfa (interdentales, células del surco interno, etc.). Es precisamente la existencia de esta basal (que se estudiará más adelante) lo que permite establecer un cierto paralelismo entre este tejido y el corion de las mucosas, ya que al igual que en éstas, el límite lo constituye una basal, y contiene vasos, fibras, sustancia fundamental y células intersticiales. Estos cuatro elementos básicos serán objeto a continuación de análisis pormenorizado.

La sustancia fundamental es un material anhisto de baja densidad electrónica que se encuentra relleno de todos los intersticios y que no presenta datos especialmente significativos salvo el hecho de que parece ser aun más transparente a los electrones en las áreas que bordean las células laterales del tejido (Fot. 9). En cuanto a las fibras, son formaciones de longitud no precisable, y espesor aproximado de 78 nm. Se trata de elementos rectos o ligeramente incurvados (Fot. 10, detalle), que parecen mostrar una zona central más clara y en los cuales, en una apreciación superficial, parecen existir bandas densas y oscuras. Estas bandas, sin embargo, no presentan alternancia periódica alguna y, en cualquier caso, un examen detenido pone en evidencia que es mas que posible que se trate de artefactos de enfoque por superposición de anillos de Fresnel a la imagen real. Estas fibrillas se disponen de forma totalmente anárquica, entrecruzándose en todas las direcciones del espacio (Fots. 8, 9, 10, 13 y 14), aunque en las zonas más profundas del limbo, es decir las más próximas al modiollo, tienden a disponerse en haces (Fots. 11 y 12), fenómeno éste que posiblemente esté relacionado con la distinta arquitectura celular de la zona más profunda respecto al resto del limbo.

Efectivamente, a este nivel, las células del corion son grandes, con un núcleo central que contiene gruesos grumos de cromatina en general dispuestos excéntricamente. El citoplasma es amplio, de osmiofilia moderadamente alta y en su interior existen abundantes ribosomas y, sobre todo, mitocon

drias, que son numerosas, pequeñas, redondeadas y extraordinariamente oscuras (Fot. 11). Sin embargo, quizá el carácter más llamativo de estas células se refiera a su contorno, del que parten innumerables expansiones que rápidamente se interdigitan con las de las células vecinas (Fot. 11), modelando así una celosía entre la que se disponen los fascículos de fibrillas (Fot. 12), como ya se ha adelantado. Por lo demás, estas expansiones contraen entre si relaciones que están señaladas por bien diferenciadas áreas (Fots. 11 y 12). En general, se trata de lugares donde las membranas celulares se aproximan y se tornan paralelas, dejando entre ellas una escasa hendidura electrolúcida de 18 a 20 nm. de anchura. La cara citoplásmica de las membranas posee unos llamativos refuerzos que se extienden, insensiblemente, hacia el hialoplasma subyacente. No es infrecuente que junto a este tipo de unión se encuentre inmediatamente otro ilustrado, al igual que el precedente, en la Fot. 12 (detalle).

Esta morfología celular es constante para la zona medial del limbo excepto a nivel de la cara superior del mismo. A este nivel, las células se aproximan a dicha cara y entran en contacto con las células de la cara perilinfática de la membrana de Reissner (Fot. 8a y b), presentando entonces, una superficie mas lisa sobre la que asientan las interdigitaciones de aquellos elementos. Hay ocasiones (Fot. 8a) en que la célula coriónica es de contorno casi liso, en tanto que en otros el único segmento de estas características en la misma es el que mira a la rampa vestibular, ya que

el resto sigue manteniendo la emisión de expansiones antes mencionada (Fots. 8b y 11).

Como anteriormente se ha expuesto, las células coriónicas solo presentan esta morfología en los segmentos internos. En las áreas más laterales (subyacentes a las células interdentes) la morfología es algo diferente (Fot. 9), ya que si bien se mantienen los caracteres básicos (núcleo, densidad hialoplásmica, población mitocondrial, etc.), el volumen del cuerpo celular es menor y las expansiones que de él parten son más escasas y filiformes (Fot. 9), y rara vez se interdigitan pues, a éste nivel, el espacio intercelular es mayor que el existente en las áreas profundas (compárese las fotografías 9 y 11). Por otro lado, el comportamiento de estas expansiones es algo distinto, ya que es muy frecuente encontrar como prolongaciones de la misma célula se entrelazan, acantonando pequeñas parcelas de espacio extracelular de una manera que recuerda a ciertas formas de endocitosis.

Finalmente, sólo nos queda por describir la existencia de un tipo celular intermedio entre los dos descritos y que, obviamente, se encuentra en la zona transicional entre las áreas medial y lateral del corion lúmbico, es decir en las áreas adyacentes al implante de la membrana de Reissner. Estas células (Fot. 10) presentan un citoplasma de caracteres semejantes al descrito para las células coriónicas más internas (quizá no tan amplio), pero las expansiones que brotan de su contorno son ya filiformes y, cuando se sorprenden alejadas del cuerpo celular, son totalmente indistinguibles de

las que presentan las células coriónicas más externas (comparar Fot. 9 y 10). Por lo demás, en esta última imagen puede apreciarse un comportamiento común para todas las células coriónicas, con independiencia de su localización, como es la tendencia a abrazar los vasos mediante sus somas o sus expansiones (Fots. 10 y 17).

Los vasos de este compartimento, corresponden a lo que clásicamente se conoce como capilares verdaderos, es decir, con endotelio y basal continua. Presentan un endotelio muy oscuro, con escasa o nula micropinocitosis y sorprendentemente, una elevada resistencia al colapso, fenómeno éste habitual en material no fijado por perfusión (Fots. 10 y 17).

El tercio superior de la zona externa del corion límbico presenta una disposición peculiar, ya que a este nivel aparecen una especie de espolones que, a modo de dientes (dientes de Huschke), se proyectan hacia la luz de la rampa media (Fot. 13), de la que sólo están separados por finas expansiones citoplásmicas de las células alojadas entre ellas y que se conocen, por lo mismo, con el nombre de células interdentales. Con la descripción de las mismas damos por terminada la exposición de los hallazgos referentes al corion límbico, iniciando la del revestimiento celular del mismo, no sin antes significar que, en los párrafos siguientes, se utilizará el término "complejo interdental" en lugar de "célula interdental" ya que, como veremos inmediatamente, dentro de cada complejo existe una cierta diversidad celular, con unas relaciones sumamente peculiares entre los elementos integran

tes de un complejo y, a su vez entre todos los complejos del limbo espiral entre sí.

Dentro de un complejo interdental, que en su conjunto está delimitado del corion adyacente por una lámina basal continua (Fot. 13), se aprecian dos elementos celulares básicos; el primero de ellos, y quizá el más característico está representado por lo que llamaremos célula interdental superficial, que sería un elemento de cuyo polo superior partiría una lámina citoplásmica que se extiende por la cara superior del limbo, inmediatamente por debajo de la membrana tectoria. En la Fot. 13 (flecha) se puede apreciar una de estas células interdentales superficiales totalmente aislada por efecto de corte, que muestra la forma anteriormente descrita y otros caracteres morfoestructurales que se comentarán posteriormente.

Rellenando el resto de la excavación interdental aparecen otras células (células interdentales profundas) que ocupan la parte más dilatada de esta excavación, que nunca alcanzan la cara superior del limbo y que delimitan entre sí abundantes canalículos (Fot. 14) que se extienden desde la membrana basal hasta las proximidades de la superficie libre. Estos canales intercelulares son sumamente irregulares, con áreas muy dilatadas junto a otras de aposición mas estrecha de las células (Fots. 14,17 y 20), y en su parte más profunda finalizan abriéndose sobre la membrana basal en una forma peculiar, de suerte que entre la luz del canal y el corion lmbico no existe otro elemento que dicha membrana ba-

sal (Fots. 13,14,20 y 21), sobre la que descansan, discontinuamente las prolongaciones de las células profundas, produciendo una imagen semejante a los pedicelos del glomérulo renal. El otro extremo de los canales suele radicar en las áreas próximas a la superficie libre, donde existe un dispositivo de unión intercelular en todo semejante a los que aparecen entre las células superficiales de distintos complejos y que serán examinados más adelante. Finalmente, y en cuanto al contenido de estos espacios suelen aparecer electromicroscópicamente vacíos, aunque, en ocasiones, se puede sorprender en su interior un material (Fot. 21) de densidad electrónica media y textura finamente granular.

Las células basales del complejo interdental son elementos cuyo citoplasma muestra la existencia de una matriz regularmente densa, así como mitocondrias generalmente breves y redondas. No es, por otra parte, de destacar ninguna organela en especial, si bien es interesante indicar la ausencia casi absoluta de cuerpos lisosómicos a este nivel (Fots. 13,14 y 21). El núcleo de estas células suele ser habitualmente redondeado u oval, con una cromatina densa, en grandes acúmulos, situada de preferencia junto a la membrana nuclear (Fots. 13,14,17,18 y 21).

Las células apicales del complejo tienen forma propia específica, presentando una angostura en su afloramiento a la superficie que se prolonga en una expansión fina y discoidea que conforma la cara superficial del limbo espiral (Fots. 13,16 y 17). Esta morfología condiciona un engrosa-

miento capital de los dientes de Huschke, que se adaptan de este modo al aspecto piriforme que generalmente poseen los complejos seccionados en sentido perpendicular (Fot. 13).

La prolongación apical de la célula superficial se une en toda su extensión con las prolongaciones de los complejos adyacentes mediante uniones (Fot. 15) que son prácticamente idénticas, aunque quizá menos extensas, que las descritas para la cara endolinfática de la membrana de Reissner (Fot. 2, de talle). En estos lugares de unión existe un relieve superficial, merced al cual las uniones entre estas células en superficie son extraordinariamente remarcadas, ofreciéndose, por este medio, una imagen muy clara de la forma de disco de la expansión apical de estas células, así como de la existencia de contacto íntimo en toda la superficie. La imagen del microscopio de barrido del limbo liberado de la tectoria (Fot. 16) corresponde así a la de un enlosado de elementos redondos, con suaves tortuosidades, y tachonado de orificios a los que a continuación nos referiremos. Se trata de la imagen en superficie de un detalle extraordinariamente llamativo en las células superficiales, cuyos polos libres aparecen excavados (Fot. 16), extendiéndose esta depresión por el segmento supranuclear de la célula (Fot. 14). La membrana celular que reviste esta zona presenta pequeñas excrecencias, a modo de microvillis irregularmente distribuidos por la superficie (Fot. 13); en el interior de la cavidad es raro encontrar un contenido electromicroscópicamente definido (Fot. 13). Por otro lado, existen datos que parecen indicar que es

tas cavidades no siempre están en comunicación directa con la luz. Esta afirmación se basa no solo en imágenes como la de la foto 13, que puede interpretarse como un efecto de corte, sino en el hecho de que el examen panorámico de la superficie del limbo (Fot. 25) muestra áreas con abundantes orificios en tanto que otras (las más externas) no presentan soluciones de continuidad superficiales. Sin embargo, en estas zonas externas, sin orificios en superficie, se observan imágenes como la de la foto 13 y, por lo mismo, hay que interpretar que en estos casos se trata de cavidades cerradas.

En las zonas mas internas (Fot. 25), donde se puede asegurar que estas formaciones se comunican con el exterior, la tectoria se comporta a este nivel de una forma peculiar, ya que no se introduce en el interior de las mismas (Fot. 14) sino que se extiende sobre ellas cubriéndolas en todo su diámetro. Por otro lado, el comportamiento de la tectoria a este nivel es perfectamente comprensible si se compara con las relaciones que contrae dicha membrana con la parte apical de las células superficiales. El contacto entre estos elementos resulta ser no sólo de tipo topográfico, sino que presenta un aspecto morfofuncional de importancia. Una de las características más específicas de la célula superficial, junto con su especial morfología, quizá sea la de poseer abundantes cuerpos lisosómicos en la porción más superficial de su citoplasma (Fots. 13 y 18), característica que, como quedó dicho, no comparte con las células profundas. En numerosas ocasiones hemos podido observar estos cuerpos bien vertiendo

su contenido hacia la membrana tectoria desde la célula (Fot. 18), bien situados en el espesor de esta membrana rodeados de un halo claro (Fots. 19 y 20) o, por el contrario, en el seno de la porción más superficial de la célula (Fots. 14 y 18).

Finalmente, un detalle de interés, y que es propio tanto de las células superficiales como de las profundas, es el hallazgo de vacuolas intracitoplásmicas sin membrana y con la densidad electromicroscópica de la grasa (Fots. 14 y 23).

Común a todo el complejo, y continuándose, como se dijo en el capítulo anterior, desde la membrana de Reissner, existe una membrana basal que contornea los complejos (Fots. 13, 14, 15, 21 y 23) y que se refleja a nivel del labio vestibular (Fot. 26) para continuarse, ininterrumpidamente, bajo las excavaciones límbicas del surco interno (Fots. 22 y 23). Las células interdentes, o mejor dicho, sus membranas plasmáticas, sufren engrosamientos o refuerzos a este nivel que confieren aspecto arrosariado a estas estructuras (Fot. 13). Este hecho, que no es ni mucho menos constante a todo lo largo de los relieves límbicos, si es en cambio muy frecuente, y es en todo similar al descrito para las células de reflexión de la cara endolinfática de la membrana de Reissner (Fot. 8b) y a la configuración de las membranas de la base de los pilares, detalle este que expondremos más extensamente en el apartado que corresponda.

El borde superoexterno del limbo espiral, conocido clásicamente como labio vestibular, representa, grosso modo,

el límite anatómico entre las células interdentes y las células del surco espiral interno. Constituye esta zona un punto de gran interés, puesto que aquí la membrana tectoria realiza el último contacto con el limbo ; además, la fila de células interdentes mas externa se refleja tomando con tacto con las células del surco espiral interno (Fots. 26 y 29). La observación tridimensional de este borde (Fot. 24) demuestra que posee un contorno dentado cuando se retira convenientemente la membrana tectoria (Fot.24). Las indentaciones, que confieren a este elemento aspecto de sierra, muestran una irregularidad y tamaño considerables que pueden observarse a lo largo de todas las espiras.

El labio vestibular da paso a estudiar la cara externa del limbo o surco espiral interno. Es éste un area de concavidad externa, modelada por el corion límbico (que presenta algunas irregularidades en su perfil, (Fots. 23 y 28) y sobre el que asientan dos tipos celulares diferentes; uno de ellos, superficial y en contacto con la luz de la rampa media, es un elemento de citoplasma amplio y aparentemente vacío y se conoce como célula propia del surco espiral interno. La otra estirpe citológica, que se encuentra intercalada de forma discontinua entre las células propias del surco y el corion, presenta, como se vera más adelante, unas características morfoestructurales semejantes a las de las células interdentes profundas, siendo éste un extremo que se analizará en detalle después de comentar los caracteres de las células propias.

Estos últimos elementos (Fot. 28) son células grandes u ovals y presentan un núcleo central esferoideo y con cromatina dispersa, salvo algunos acúmulos adheridos a la membrana. El citoplasma es muy característico, singularmente por su extrema transparencia a los electrones y por el escaso número de organoides que contiene, que prácticamente se limitan a una hilera discontinua de pequeñas mitocondrias en situación perilemmal; excepcionalmente puede detectarse alguna cisterna de retículo endoplásmico y algún cuerpo denso de aspecto lisosómico. En su polo libre, las células propias del surco presentan una importante emisión de microvillis (Fot. 28), que aparecen como expansiones breves y digitiformes sin estructuras centrales llamativas, si bien en esta zona el hialoplasma es algo más denso que en el resto de la célula (Fot. 28, detalle). Estas microvellosidades se concentran significativamente en las zonas de contacto entre células contiguas del surco, contactos que se establecen en lugares donde los polos libres modelan una pequeña depresión rellena de excrecencias microvellositarias (Fot. 28, detalle) y en cuyo fondo aparece un dispositivo juncional, con aposición de membranas y fusión discontinua de la hoja externa de las mismas, (Fot. 28, detalle) que es en todo semejante al descrito para las células de la cara endolinfática de la membrana de Reissner.

Las células del surco se extienden de forma monoseriada (o quizás multiseriada) desde las proximidades del labio vestibular (Fots. 28 y 29) hasta la región interna (Fot. 34),

donde la última célula del surco contrae relaciones con la primera célula marginal. A este nivel se establecen contactos apicales entre ambos tipos que, aunque serán estudiados más adelante, son superponibles a los que aparecen entre los polos mundiales de las células del limbo.

El otro extremo de la hilera de células propias del surco no alcanza, hablando estrictamente, el labio vestibular propiamente dicho. Esta estructura se encuentra tapizada en su totalidad por la expansión apical de la última interdental de la cara superior, que se refleja sobre el labio (Fots. 26, 28 y 29) y recubre durante un corto segmento el surco espiral interno, hasta el momento en que aparece la primera célula propia del mismo; en éste lugar existe un contacto entre ambos elementos (Fot. 29) en todo superponible a los previamente analizados entre interdentales superficiales (Fot. 15) ó células propias del surco (Fot. 28, detalle).

Por último, queda por estudiar que relaciones contraen las células del surco tanto en su base como en las zonas no apicales de las caras laterales. A este último nivel aparecen extensos contactos de membrana (Fot. 22) con aparente fusión de las mismas. Sin embargo, el análisis fino de estas zonas demuestra (Fot. 22, detalle) que se trata de una unión con una anchura total de 20-22 nm, y por lo tanto mayor que la suma del espesor de dos membranas celulares; además a este nivel no se encuentran imágenes claras de fusión de las hojas externas, por cuanto que las mismas se desdibu-

jan insensiblemente en el seno de un material denso, anhisto, que se extiende ininterrumpidamente por toda la longitud de la unión. Las áreas citoplásmicas subyacentes al contacto pueden presentar algún refuerzo denso, aunque, al menos en nuestra experiencia, estos no son sistematizables.

En cuanto a la base de estas células, existen dos posibilidades diferentes. La primera es que la misma asiente directamente sobre el tejido del eje (Fots. 22,23 y 28), en cuyo caso puede observarse una fina basal interpuesta entre ambos componentes. Esta membrana basal es, en realidad, continuación de la de las células interdetales de la cara superior, que se refleja, junto a la última de éstas, sobre la labio vestibular y se continua bajo las bases de las células propias del surco (Fot. 26).

El segundo tipo de dispositivo encontrado en los polos basales comprende la existencia a este nivel de unos elementos (Fots. 22,23 y 28) que presentan unas características semejantes a las de las interdetales profundas. Se trata de células que pueden mostrar, a nivel de su relación con las del limbo, un contorno liso o bien una depresión en la que se aloja la célula propia (Fots. 22,23 y 28). En este último caso, no es raro observar como los contornos de dicha depresión se extienden, con caracter filiforme, sobre largas áreas de las células del surco (Fot. 22), formando a modo de expansiones que la abrazan en su polo basal. Debido a este comportamiento, así como al hecho de que estas células suelen mostrar una densidad citoplásmica variable (a veces tan

claras como las células del surco, Fot. 23, a veces tan oscuras como las interdentes, Fot. 28, y a veces intermedias entre ambas, Fots. 22 y 23), puede suponerse que quizá representen un elemento distinto, aunque semejante, a las interdentes y de ahí, que, en adelante, las designaremos como células mitradas.

El núcleo de las células mitradas es esferoideo y con pocos detalles morfológicos dignos de mención. El citoplasma, en cambio, es un elemento sumamente variado, tanto que su sistematización es prácticamente imposible ya que, como antes se ha mencionado, presenta caracteres variables entre los de las células propias del surco interno y los de las interdentes. Las células mitradas, por lo demás, están revestidas, en aquellas zonas en relación con el tejido del eje del limbo, por una membrana basal que es prolongación de la que separa dicho tejido axial de las células propias. La basal de estas últimas, contra lo que pudiera pensarse, no se introduce en el polo inferior y las mitradas, sino que envuelve a ambos tipos celulares aislándolos en conjunto del tejido del eje (Fots. 22 y 23).

Prosiguiendo con el análisis de las células mitradas, de vez en vez se obtienen imágenes en las que las mismas están parcialmente en relación con el corion (Fots. 22 y 23), pero en la generalidad de los casos puede observarse su estrecha aposición con las células profundas de los complejos interdentes de la cara superior (Fot. 23), con sus canales etc. También en este caso el comportamiento de la membrana

basal es peculiar, ya que en lugar de introducirse entre mitradas e interdentes profundas, salta por encima de la zona de contacto (Fot. 23) y se continua con la basal de los complejos interdentes; de esta suerte aparecen imágenes que expresan una cierta unidad morfológica entre los complejos interdentes, las células mitradas y las células del surco, ya que este conjunto se encuentra comprendido dentro de una basal bien definida que lo aísla del corion límbico.

Como se ha expuesto hasta aquí, el limbo espiral es una de las estructuras más complejas y peor conocidas de la coclea. La exposición precedente se ha intentado que fuese todo lo esquemática que los hechos permiten, aunque, pese a ello, no cabe duda de que el lector puede terminar la misma con un cierto grado de confusión. Es por esta razón que se ha intentado (Fig. 5) una representación gráfica lo más clara y completa posible, que, como todas las de su género, no debe tomarse como la realidad en sí, sino como una extrema simplificación de la misma.

89

MEMBRANA TECTORIA

La membrana tectoria es una estructura que se extiende sobre el órgano de Corti partiendo de la cara superior del limbo, y que presenta una estructura diferente según se estudie la porción límbica ó la libre, flotante en la endolinfa de la rampa media. En su porción límbica, la tectoria presenta una zona fibrilar superficial y otra zona anhistá, profunda y en contacto íntimo con la cara superior de las expansiones apicales de las interdentes superficiales (Fot. 26). Esta capa citada en último lugar mantiene una superficie no rectilínea y un espesor no uniforme, y se extiende desde poco mas allá de la última célula endolinfática de la membrana de Reissner (Fot. 20) hasta el labio vestibular, donde se separa de la porción fibrilar y se refleja un corto trayecto junto a la prolongación superficial del último complejo interdental externo (Fots. 26 y 29). En su seno podemos encontrar ciertas irregularidades, en general más promi-

nentes en los puntos donde la tectoria se extiende sobre los orificios de las interdentes superficiales. A este nivel puede ocurrir que la capa anhistal no sufra variación apreciable (Fot. 14), pero en otros casos (Fot. 18) aparecen áreas electrolúcidas irregulares, en general próximas a la célula y bordeadas con un material más denso y granular que se difumina insensiblemente en el seno de esta capa. Existen imágenes en las que este material granular se encuentra condensado en forma de esférulas rodeadas de halo claro, situadas (Fot. 19) ó no (Fot. 20) sobre las expansiones apicales de las interdentes, en tanto que otras veces aparecen como pequeños granulitos anárquicamente distribuidos por todo el espesor de esta capa.

El límite inferior de la capa anhistal, como ya se ha referido, lo constituyen las expansiones apicales de los complejos interdentes, que a veces muestran pequeñas excrecencias que se adentran brevemente en esta capa (Fots. 19, 26 y 29). El límite superior no es posible definirlo con precisión, ya que la transición con el componente fibrilar es sumamente delicada.

La capa superficial fibrilar muestra un patrón uniforme (Fot. 26), constituido por unidades de longitud variable, pero siempre largas, dirigidas en sentido perpendicular al trazado de las espiras y de aproximadamente 15 nm. de espesor (Fot. 31). Junto a ellas, otros tractos, cortos y perpendiculares a los anteriores, interconectan las grandes fibrillas (Fots. 31 y 32). La imagen en superficie confirma lo dicho y

demuestra con mayor claridad que los tractos de interconexión pueden presentar grosores variables (Fot. 32). En cuanto a su extensión sobre el limbo, la capa fibrilar es notoriamente más breve que la anhistia, ya que en tanto que esta cubre prácticamente la totalidad de la cara superior (excepto los dos dientes de Huschke más posteriores, Fot. 20), la fibrilar nace hacia la mitad de la anhistia, ascendiendo progresivamente y liberándose del limbo a nivel del labio vestibular (Fig. 5, Fot. 26).

A partir de este punto se inicia la porción libre, que no presenta sino componente fibrilar. Las fibrillas son idénticas a las de la porción límbica al principio, pero pronto adoptan un carácter flexuoso (Fot. 30), haciéndose más delicadas. En las zonas más alejadas del limbo, la tectoria muestra abundantes soluciones de continuidad (Fot. 33), de tamaño y morfología variable. Obviamente, estas soluciones podrían atribuirse al contacto con los cilios, si bien este punto, por otro lado de difícil sustanciación será estudiado más adelante.

43

REGION INTERNA

Definimos como tal a aquella zona del órgano de Corti constituida por las células ciliadas internas y todas aquellas otras con las que estas toman contacto. Se localiza (Frontis) entre la última de las células del surco espiral interno y el pilar interno, y en virtud de lo expuesto se componen de tres tipos de células diferentes, que son las células marginales, las ciliadas internas y las células falán-gicas (de Deiters) internas.

La región interna constituye, en el conjunto del órgano de Corti, una entidad topográfica definida, en relación a que se sitúa en la más interna de las dos elevaciones a que conduce la prominencia de los pilares (Fot. 27).

Las células del surco espiral interno, en las proximidades del túnel de Corti, vienen a ser sustituidas por la peculiar morfología de las células marginales. Se trata de células de las que llama la atención preferentemente su forma

en conjunto (Fots. 34 y 35). Presentan un cuerpo celular cilíndrico, extremadamente angosto en las regiones próximas al núcleo, que, por otra parte, suele ser basal. El polo supranuclear, se hace progresivamente más ancho, finalizando en la superficie en una delgada prolongación que cabalga sobre la mayor parte de la célula de Deiters interna (Fot. 34). Las células marginales, cuya diferencia con las células del surco se deben tanto a la peculiar forma de su cuerpo celular como a las importantes relaciones que mantienen, muestran complejos de unión en su polo superior (Fot. 35) en todo similares a los descritos para aquellas. La prolongación apical de esta célula presenta microvellosidades agrupadas preferentemente en la unión de membrana (Fot. 37), y en la zona libre aparecen como acúmulos dispersos de 3 ó 4 elementos (Fots. 34 y 37). En general, el polo apical de estas células puede tener, en conjunto, una disposición alternante de zonas con forma triangular o poligonal (Fot. 37), conformando, en cualquier caso, una empalizada perfectamente visible en superficie, limitada externamente por una densa banda de microvellosidades a los que nos referiremos luego. Los puntos de afloramiento a la superficie, que se observan con microscopía de barrido tachonados con microvillis, presentan, además de las uniones laterales con otras expansiones, ya comentadas (Fot. 35, detalle), otras uniones totalmente idénticas que establecen en su terminación sobre el polo libre de la célula de Deiters interna (Fots. 40 y 41).

En profundidad, los somas de estas células (que presentan una relación de vecindad primordial al ramificarse entre ellas las fibras del plexo interno) modelan grandes espacios intercelulares vacíos (Fot. 34) que muestran forma arrosariada, de forma que se establece en esta región un sistema multicavitario que, aunque será comentado más ampliamente en otro lugar, conviene poner de manifiesto aunque sea sucintamente. Esta zona de la célula, que se extiende desde la región del núcleo hasta la basilar, es extremadamente fina, hasta el punto de constituir un auténtico pedículo (Fot.34), en ocasiones cargado de mitocondrias y otros organoides (Fot. 35), un dato que contrasta con la imagen, mucho más simple, del citoplasma supranuclear (Fot. 35). Este pedículo alcanza las proximidades de la basilar (de la que, sin embargo está separada por una basal que es prolongación de la de las células del surco espiral interno), y a este nivel se abre en una serie de expansiones (quizá sea una única expansión fenestrada, v.i.) a través de las cuales ingresan las fibras nerviosas en el órgano de Corti, como se describirá oportunamente.

Así pues, considerando en conjunto el órgano de Corti, la célula marginal forma un amplio arco, determinando junto con el pilar interno, un espacio más o menos ovalado donde se alojan las células ciliadas internas y sus células de Deiters (Fot.34) y a través del cual circulan la totalidad de las fibras nerviosas en su ingreso o salida del órgano de Corti (Fot. 35).

La célula de Deiters interna (evitaremos el término falángica interna ya que como se vera no presenta falange alguna) es un elemento de difícil caracterización debido a la extrema tortuosidad de su citoplasma. Habitualmente se trata de células que sólo se distinguen de las marginales por poseer un núcleo menos ovalado y denso (Fots. 34 y 36) que el de estas, aunque reside de ordinario a la misma altura. El citoplasma está extendido entre la superficie de las células ciliadas internas y la membrana basilar, y su comportamiento es distinto en los fragmentos infra y supranuclear. Así, en el primero de ellos el citoplasma es, como en las marginales, un fino pedículo que se ensancha al contactar con la basilar (Fot. 36). Este segmento citoplásmico inferior muestra, además, un contorno muy irregular, ya que presenta tanto zonas de contacto con el pilar interno, de morfología muy especial (Fot. 36), como oquedades al parecer labradas por las fibras del plexo espiral interno (Fots. 36 y 48), una característica que también presentan, aunque menos marcadamente, las células marginales. A diferencia de estas, sin embargo, la configuración interna del citoplasma basal es muy simple y homogénea, estando reducida a muy escasas mitocondrias (Fot. 34) y ribosomas, que asientan sobre un hialoplasma de menor densidad electrónica que el de las células marginales.

Esta configuración sencilla se repite en la zona supranuclear (Fot. 34), donde no existe (a diferencia del caso de las células de Deiters externas) ningún tipo de diferenciación fibrilar. Si es importante, sin embargo, su compor-

tamiento a este nivel, y, en especial, la disposición que adopta respecto a las células ciliadas internas. Efectivamente, el citoplasma, en las zonas inmediatamente superiores al núcleo, se dispone a modo de una copa (Fots. 39 y 42) en la que asienta la célula ciliada interna. El curso de los márgenes de esta copa es bien distinto según se trate de las zonas interna o externa. En la primera de ellas la célula de Deiters interna envía una delgada expansión (Fots. 40 y 41) que aflora a la superficie libre precisamente entre las células ciliadas internas y la lengüeta de la célula marginal, originándose a este nivel una extraordinaria emisión de microvellosidades (Fots. 40, 41, 42 y 43), quizás más abundantes en esta escasa parcela que en ningún otro lugar del caracol. Por otro lado, la célula de Deiters se une firmemente a este nivel tanto con las células ciliadas internas como con la marginal, formando con ambas complejos juncionales idénticos, en los que existen dos tipos de contactos bien diferentes. El primero, situado en las proximidades apicales de estos elementos, consiste (Fot. 41, detalle) en zonas de aproximación de las membranas celulares con obliteración parcial y discontinua de la hendidura intercelular por fusión de la hoja externa. Por debajo de esta unión se encuentra otra, de mayor longitud y habitualmente de curso quebrado (Fots. 40, 41 y 42), en la que existe una hendidura intercelular electrolúcida, de unos 20 nm. de anchura, limitada por las membranas celulares, que aquí se tornan paralelas. La cara citoplásmica de ambas membranas presenta refuerzos densos y simétricos

en secciones bien orientadas (Fot. 42, detalle).

La disposición de la otra zona de la célula de Deiters, es decir, la que se relaciona con la superficie más lateral de la célula ciliada interna, es muy distinta. En primer lugar, esta expansión, que presenta un citoplasma muy transparente (Fot. 41) y labil (Fot. 39), no alcanza la superficie libre, sino que se introduce, como un dedo de guante, entre la célula ciliada interna y el pilar interno (Fots. 39, 40 y 41), finalizando en la zona inmediatamente inferior a la unión de estos dos elementos. No establece otras uniones que las de estricta vecindad con la célula ciliada interna, si bien suele mostrar una gruesa unión (Fots. 40, 41) con el pilar interno; la morfología de esta unión no se comenta en detalle ya que es semejante (Fot. 40) , a las anteriormente descritas (Fot. 42, detalle). En conjunto, y con el fin de simplificar la compleja arquitectura celular de esta zona y las uniones que contraen sus elementos, se ha elaborado una representación sintética de la misma en las Figuras 6 y 7.

Las células ciliadas internas, elementos de interés principal de la zona, tienen una forma determinada por las características del lugar topográfico que ocupan. La disposición inclinada de los pilares y la elevación que esto constituye conlleva una inclinación paralela de la ciliada interna que, manteniendo su polo apical en línea con las células marginales, presenta, inmediatamente por debajo, un fuerte incurvamiento que da una notable inclinación al resto de la

célula (Fot. 39). Estas células, son, por lo demás, fácilmente identificables, no sólo por su polo apical, sino también por poseer la mayor densidad electrónica y de organelas de toda la zona (Fots. 34 y 39).

El núcleo de las células ciliadas internas suele situarse en la región media o alta de la célula (Fot. 39), de terminando dos regiones que, por otra parte, son portadoras de muy importantes diferencias y diferenciaciones. La región basal, que comprende todo el dispositivo sináptico de esta célula, será comentada más adelante, al referir el área equivalente de las células ciliadas externas, ya que las analogías son marcadas. La región supranuclear presenta la diferenciación específica de la célula, a saber, los cilios. Estas formaciones están integradas por extensiones digitiformes de la membrana celular, rellenas de un material hialoplásmico moderadamente denso y en cuyo seno pueden observarse formaciones fibrilares que penetran profundamente en el polo apical y que, en ningún caso, muestran una ordenación geométrica (Fots. 38, 42 y 43). La membrana celular a este nivel guarda el mismo patrón que en el resto de la célula, si bien en algunos casos pueden sorprenderse imágenes de un material flocular que parece desprenderse de la misma (Fot. 40) y que, posiblemente, sea de origen extracelular, si bien este punto será objeto de más extenso comentario en la discusión.

Desde el punto de vista morfológico, los cilios de estas células, en aquellos casos en los que están mejor de-

sarrollados, pueden alcanzar una longitud de hasta 52 micras con un diámetro medio de 350 nm. (Fots. 39,40 y 43). Este diámetro apenas sufre modificaciones en el extremo libre, ya que el cilio termina de forma roma y en contacto con la tectoria (Fots. 42 y 44); en cambio es bastante menor (100 nm.) en las proximidades de la base, de suerte que este estrangulamiento confiere a esta formación el aspecto de un bate de "base-ball" (Fot. 44).

Por lo demás, esta morfología no es universal para todo el penacho ciliar, por cuanto que en la célula existen 3 o 4 filas de cilios de los cuales sólo la primera presenta unos elementos tan bien desarrollados (Fot. 43). Las restantes muestran cilios más cortos, y en la última fila, contando de fuera a dentro, los cilios son tan breves que son prácticamente indistinguibles de las grandes microvellosidades que suelen aparecer tachonando la zona (Fot. 43). Por otro lado, el hecho de que tampoco exista una diferencia estructural clara entre villis grandes y cilios pequeños, complica aun más la exacta delimitación de cada uno de estos elementos.

En cuanto a la morfología de la implantación ya se ha adelantado que existen varias filas de cilios, pero estas, al revés de lo que ocurre en las células ciliadas externas, muestran un carácter rigurosamente rectilíneo y, además, se disponen en registro con los cilios de células vecinas, lo que, en imágenes de conjunto (Fot. 38), produce una falange continua y rectilínea de cilios a lo largo de

todo el trayecto espiral del órgano de Corti.

El resto del polo apical es distinto según se considere su componente medial, poblado de microvillis y cilios pequeños (Fot. 43), del distal, que se muestra absolutamente liso (Fot. 38) y que en las imágenes de microscopía electrónica de barrido impresiona como de gran rigidez. Esta imagen se debe a la existencia, en el plano inmediatamente infraciliar, de una condensación citoplásmica (cutícula) que se extiende por todo el polo apical y que está integrada por un material anhisto, de densidad electrónica mayor que la del resto del citoplasma y que sólo se encuentra interrumpido por los implantes ciliares (Fots. 39, 40, 41 y 42), cuyos filamentos axiales se aprecian como zonas lineales mas oscuras.

El resto de la zona supranuclear presenta una estructura más sencilla, aunque existen tanto rosetas glucogénicas como microtúbulos anárquicamente distribuidos (Fot. 40); las mitocondrias, que a este nivel son muy abundantes, destacan por la elevada densidad de su matriz, que produce una imagen en negativo de las crestas (Fot. 40). Otros organoides destacables a este nivel son las cisternas de retículo endoplásmico liso, que suelen ser abundantes, alargadas, a veces vesiculares y que no presentan especial tendencia a disponerse en situación hipolemmal (Fot. 40).

Finalmente, solo queda por analizar, dentro de esta región, las relaciones que contraen los distintos elementos entre si y, en especial las células ciliadas internas. Dentro de estas últimas conviene adelantar, como anteriormente se

comentó, que las relaciones entre esta célula y la de Deiters, son estrictamente de vecindad, sin que hallamos encontrado ningun tipo de diferenciación juncional entre ambas. Estas, por el contrario, son abundantes y complejas en el polo apical, donde se establecen tanto entre dos células ciliadas contiguas como entre ciliadas y falángicas internas, ciliadas-pilar interno y Deiters int.-marginales. Estas últimas, sin embargo, se omiten en este momento por haber sido comentadas anteriormente. En cuanto a las restantes uniones enunciadas, todas ellas obedecen a un mismo patrón, de suerte que a nivel de los segmentos más apicales de las células unidas aparece un dispositivo de aposición estrecha de las membranas, con fusiones puntuales de las hojas externas y cuyos detalles, en aras de la concisión, omitimos, ya que su imagen es idéntica (Fot. 39, detalle) a las ya descritas en otros lugares. Inmediatamente por debajo de estas uniones aparecen otros contactos diferenciados, que pueden medir hasta 2 micrones de longitud y en los cuales las membranas celulares están separadas por un espacio vacío de 29-30 nm. ; estas uniones, que pueden ser muy complejas, suelen seguir una línea quebrada, pero nunca un trayecto curvilíneo y presentan, en su cara citoplásmica, unos refuerzos de material denso, finamente fibrilar examinado a alta resolución y que se suele disponer de forma simétrica (salvando las diferencias por efecto de corte) a lo largo de toda la unión. El límite entre este material y el resto del citoplasma es muy neto, incluso a nivel de la cutícula, lugar éste donde por

otro lado existe una continuidad directa entre el refuerzo citoplásmico de la unión y el material anhisto y más claro de la cutícula (Fot. 40).

Con todos estos datos sólo nos queda determinar en superficie el conjunto topográfico que ofrece la región interna, recalcando que la unidad celular estaría conformada por una marginal de polo libre rectangular que termina perdiéndose en el segmento de microvillis de la célula de Deiters interna, célula que a su vez se adapta al contorno oval de la cutícula de la célula ciliada interna. Esta unidad tipo puede establecerse, de este modo, como constante, ya que sufre muy pocas o ninguna variación con respecto a la espira a estudiar. La Figura 6 expresa, sintéticamente, la arquitectura celular de la zona interna. En esta figura se ha omitido de proposito, con el fin de no complicarla excesivamente, toda referencia al componente neural, que en este lugar es rico y complejo. De hecho, prácticamente la totalidad de las referencias y aferencias a las células receptoras atraviesan esta zona, modelando un plexo (plexo espiral interno), que se localiza en los espacios existentes entre las áreas parabasales de las células de la región interna, limitados, por tanto, por las células marginales, Deiters internas, y en cierta forma por el pilar interno y la propia célula ciliada interna. Sin embargo y con el fin de que la exposición sea más ordenada, no describiremos inmediatamente este plexo, sino que previamente analizaremos, aunque sea someramente, los datos mas llamativos sobre el compartimento y destino de las

fibras nerviosas.

Es bien conocido que las mismas, tanto las originadas en ganglio espiral como en la oliva, discurren por el eje del modiolos y alcanzan el limbo espiral, caminando por las áreas inferiores del mismo hacia el punto de arranque de la membrana basilar. A esta altura, y como se comentará más adelante, las fibras nerviosas mielínicas hacen una arborización terminal cuyas finas colaterales, de diámetro variable atraviesan la base de la región interna del órgano de Corti a favor de un dispositivo conocido como habénula perforata y que se describe con mayor detenimiento en el capítulo correspondiente. Una vez que ha ocurrido esta penetración, los finos ramos nerviosos se anastomosan y entremezclan profusamente en los espacios antes mencionados (Fot. 45), produciendo una imagen alambicada que, sometida a análisis detenidos, parecen contener varios tipos diferentes de fibras nerviosas, aunque esta diferencia no está basada en su ordenación topográfica sino en parámetros estrictamente cualitativos.

Así, es fácil identificar la existencia de expansiones neuronales finas, de 0'3 a 0'6 micras de diámetro medio, con un hialoplasma denso en el que destacan algunos neurotúbulos; estas fibras suelen mostrar pequeñas varicosidades ocupadas por vesículas esferoideas de unos 630 Å rodeadas por una membrana trilaminar y con un contenido fuertemente osmiófilo (Fots. 45, 46, 47 y 51). En los casos en que la dilatación es mayor, junto a este componente vesicular, que presenta un halo claro entre el contenido y la membrana que lo

envuelve, pueden aparecer multitud de vesículas más pequeñas, también redondeadas, pero de menos diámetro (250 \AA) y sin contenido aparente (Fots. 46,47 y 48). Este segundo tipo de vesículas, que son difíciles de discernir debido a la densidad de hialoplasma que los rodea, suelen aparecer muy próximas entre sí, produciendo en ocasiones una imagen de aspecto apañalado. A este tipo de fibras nerviosas las designaremos como tipo I entretanto llega el momento de su interpretación.

El segundo tipo de expansiones existentes en el plexo (tipo II) está representado por axones igualmente delgados, de 0'2 a 0'5 micras de diámetro, pero que, a diferencia de los anteriores, presentan menor densidad hialoplásmica y un número relativamente amplio de mitocondrias y, sobre todo, de neurotúbulos y neurofilamentos (Fots. 46,47 y 50).

Por fin, el tercer tipo encontrado (tipo III) corresponde a axones mucho más gruesos que los anteriormente descritos, que como quedó dicho ya, presentan mitocondrias y muchos neurotúbulos (Fots. 46 y 48). Obviamente, puede ocurrir que este tercer tipo corresponda a ensanchamiento del segundo, si bien no hemos sorprendido nunca semejante continuidad; en cualquier caso esta posibilidad no puede descartarse, y, por lo mismo, no establecemos taxativamente la identidad de este tercer elemento.

Un punto por demás interesante a este nivel es el análisis de las relaciones que establecen las fibras nerviosas entre sí y con otras estructuras. Así, es extraordinariamente

significativa la existencia de sinapsis químicas, que generalmente aparecen entre los ensanchamientos referidos de las fibras I y las de tipo III. En estos contactos (Fots. 48 y 49) el componente presináptico lo aporta la fibra de tipo I, que a este nivel presenta una intensa población de vesículas claras redondas y algunas osmiófilas, en general en disposición periférica. En la zona de contacto existe un típico engrosamiento presináptico en el que aparecen incluidas vesículas claras. La postsinápsis es mucho más simple y sólo muestra una muy escasa densidad, con algunos microtúbulos próximos (Fot. 49). En general, son sinapsis de hendidura fuertemente asimétrica y cuyo patrón general no suele separarse del referido.

Otros tipos de contactos establecidos en el plexo espiral interno son los ilustrados en la Foto 51, y que parecen establecerse entre botones idénticos, provenientes de fibras de tipo I. Estos contactos consisten, en realidad, en zonas donde los axolemas se hacen paralelos, dejando una hendidura de anchura constante (5'5 nm.) pero sin exhibir ningún tipo de engrosamiento así como tampoco una especial tendencia de las vesículas a agruparse de forma concreta. Por lo demás, el espacio intercelular aparece completamente vacío, datos estos, como se verá más adelante, que plantean algunos problemas en la interpretación funcional de estos contactos.

Por lo demás, dispositivos semejantes pueden aparecer también entre fibras tipo I y tipo II (ó tipo III) (Fot. 48) y entre fibras tipo II entre si (Fot. 50). Estas zonas, que sue

len estar vacías de vesículas sinápticas muestran, bajo las membranas, una delicada capa de material denso, mas condensado en algunos puntos y que parece desflecarse hacia el hialoplasma (Fot. 50). La presencia de estos engrosamientos ofrece un dato accesorio para sustentar un eventual dispositivo de transmisión, si bien el hecho de que se hallan identificados contactos absolutamente idénticos entre las fibras de tipo II y el citoplasma de la célula falángica interna (Fot. 52) complica un tanto su valoración funcional, que, en cualquier caso, será objeto de discusión en el epígrafe correspondiente.

Finalmente, unicamente queda por comentar, dentro del estudio del componente neural de la zona interna, las relaciones que los integrantes del mismo contraen con la célula ciliada interna. Nuestras observaciones al respecto no aportan nada nuevo con respecto a los datos ya conocidos, razón por la cual no parece pertinente incluirlas en el apartado de resultados.

104

REGION DE LOS PILARES

Esta zona de la escala media se sitúa aproximadamente en el centro del órgano de Corti (Frontis), constituyendo el lugar más elevado si se toma como referencia el plano de la lámina basilar. Se relaciona, en su porción interna, con las células ciliadas y de Deiters internas (Fot. 34) y en la externa con las células ciliadas y de Deiters externas. La peculiar morfología de las células que la componen condicionan la aparición de un espacio hueco con forma de prisma triangular que conocemos como tunel de Corti (Frontis).

Las células que delimitan el tunel de Corti, y que dan nombre a la región, tienen una morfología muy peculiar, presentando tres áreas que vienen determinadas por la existencia, en la porción media, de una estenosis precedida y continuada por dos engrosamientos que permiten establecer tres áreas distintas para su estudio: los pies, los tallos y las cabezas de los pilares. Aunque existen ciertas diferencias entre la célula del pilar externa e interna, estas se

refieren más que a la propia morfología de la célula como tal a la relación de un elemento con el adyacente, y es por ello que describiremos una célula tipo sin hacer mención a la localización de esta si no es en relación con algún detalle que las diferencie.

La base o pie de los pilares posee forma de una pirámide prolongada hacia el tunel de Corti, que se apoya por su cara mayor, y a través de una membrana basal, sobre la membrana basilar (Fots. 53, 54 y 55). Presenta, en una sección central de la célula (Fots. 53 y 66), dos zonas de distinta densidad electrónica, la zona próxima al tunel y la que mira hacia las células ciliadas. La primera, más clara, es portadora del núcleo, que suele ser, por otra parte, redondeado u oval, mostrando, en ocasiones, una cromatina laxa, finamente granular y homogénea (Fots. 53, 54, 66 y 71a) y, en otras, grumos que se sitúan junto a la membrana nuclear (Fot. 54 y 72). El citoplasma suele presentar escasa cantidad de organelas, siendo relativamente frecuente encontrar invaginaciones de la porción basal (Fot. 53) y elementos micropinocitóticos a los que luego nos referiremos mas ampliamente.

La otra región del pilar (que adopta situación medial en el interno y distal en el externo, Fot. 66), es más rica en detalles morfológicos. El centro de la misma está ocupado por una formación (Fots. 53, 54 y 68) de contorno cónico y aspecto anhisto a microscopía electrónica que se conoce como cuerpo vitreo de Held, cuerpo vitreo basal o como basal. Esta formación presenta, al examen ultraestructural una



mayor densidad que el citoplasma circundante en el que no es posible resolver subestructura alguna; en algunas áreas, aná quicamente repartidas, parece ser más transparente a los electrones, existiendo, como contrapartida, otras más oscuras, estas últimas dispuestas a modo de refuerzos sobre el segmento basal de la membrana celular del pilar. En realidad, estas zonas más oscuras (Fots. 53, 54 y 55) parecen disponerse en forma continua sobre la membrana en tanto ésta discurre bajo el cuerpo vitreo, presentando un espesor regularmente constante; curiosamente, sólo en las áreas donde las membranas celulares presentan invaginaciones desaparecen estas den sidades.

El cuerpo vitreo basal está rodeado, en todo su contorno, por abundantes estructuras microtubulares, que se rela cionan con él tanto en su vértice (Fot. 53) como en las zonas laterales (Fot. 36). Estos filamentos, que serán descritos más detalladamente al hablar del tallo, son formaciones recias y rectilíneas, que se hunden en el cuerpo vitreo hasta casi alcanzar los refuerzos de la membrana antes descritos (Fot. 55). El comportamiento de estos microtúbulos es por demás específico, ya que tienden a reunirse en el vértice del cuerpo vitreo (Fot. 53) para modelar un grueso haz que discurrirá por el eje del tallo, mostrando, en el segmento comprendido entre su salida del material anhisto del cono y su ingreso en el tallo, una estrecha asociación con mitocon drias (Fot. 53, 54 y 58). Efectivamente, en esta zona se observa como las mitocondrias, de matriz muy oscura, se tornan

alargadas (en contraposición a las perinucleares, de contornos redondeados, [Fot. 54]), y se disponen, a modo de sarcosomas, en ristras limitadas a uno y otro lado por los microtúbulos comentados, que, en estos puntos aparecen un tanto deformados.

Esta asociación, como antes se comentó, alcanza unicamente al nacimiento del tallo. En esta zona (Fot. 58) se registra una marcada disminución del diámetro celular, de suerte que, cuando el tallo está definitivamente configurado, su estructura queda reducida a la de un grueso haz filamentosos de elementos paralelos rodeados por un delgado halo que bordea la membrana celular (Fots. 58 y 59), que, a este nivel puede mostrar pequeñas excrecencias (Fots. 58, 59 y 60). Resulta, por tanto, que esta zona presenta, de dentro a fuera, un halo citoplásmico de espesor variable, pero en general muy fino, y un apretado fascículo de microtúbulos y microfilamentos con un patrón peculiar. En las secciones longitudinales y perpendiculares, encontramos que, en realidad, los microtúbulos y microfilamentos están agrupados en haces más finos separados por bandas de hialoplasma en las que sólo de vez en vez es posible evidenciar alguna formación vesicular (Fots. 58 y 59). Estos tractos citoplásmicos que subdividen el componente fibrilar no tienen una disposición concreta, de forma que los subgrupos de microtúbulos y microfilamentos son igualmente de morfología variable de unos a otros casos. Lo que si es constante, sin embargo, es la ordenación íntima de los microtúbulos y microfilamentos, que exhiben un

patrón de alternancia casi geométrica. Efectivamente, en el análisis de secciones perpendiculares es posible evidenciar que los microfilamentos ocupan una posición axial dentro de un cuadrado de 378 \AA de lado delimitado por cuatro microtúbulos (Fot. 59). Este polígono con un filamento central constituye la subunidad a base de la cual está construido el eje del tallo. Por otro lado, tanto entre los microtúbulos entre sí como entre estos y los microfilamentos axiales se extienden conexiones transversales de aspecto idéntico a los microfilamentos aunque de recorrido evidentemente mayor.

Esta configuración aparece desde el nacimiento del tallo hasta la terminación del mismo, donde todas las estructuras fibrilares mencionadas se abren en abanico (Fot. 62), ingresando en el ensanchamiento capital. Este ensanchamiento presenta una estructura equiparable en ambos pilares, siendo el elemento más característico la aparición de una sustancia anhista, en todo equiparable al cuerpo vítreo de Held ya descrito y que ocupa las porciones más distales de las cabezas (Fots. 62, 63 y 64). Esta zona anhista, cuya homogeneidad solo está alterada por la presencia de alguna mitocondria en las zonas periféricas y por la penetración en su interior de los microtúbulos, tiene también un perfil conoideo o piramidal, aunque no tan bien definido como en el cono basal; por lo demás, su polaridad está invertida respecto a éste, de forma que la parte más ancha de la formación es de situación apical o, más exactamente, lateral en el pilar interno y medial en el externo (Fots. 62 y 63). De hecho, la zona más

ancha mira a su homónima del pilar contrapuesto y se extiende durante gran parte del trayecto de las uniones que establecen a este nivel los pilares, que, como se verá mas adelante, son muchas y complejas.

Las áreas de la cabeza de los pilares que no están ocupadas por este engrosamiento o por los microtúbulos presentan (Fot. 62) hialoplasma de densidad semejante a la de la base, y en él destacan abundantes vesículas redondeadas y cisternas de retículo endoplásmico liso, así como mitocondrias pequeñas, esferoideas, y, al igual que en la base, extraordinariamente oscuras (Fot. 63). Un dato prominente a este nivel, sobre todo en las superficies que bordean al túnel, es la existencia de francas irregularidades de la membrana celular, que recuerdan las que aparecen en los procesos de endocitosis (Fots. 61, 62, 63 y 64).

Se han descrito hasta aquí los caracteres estructurales básicos de las cabezas de los pilares, que son, prácticamente, superponibles, salvo diferencias de detalle, para el pilar interno y el externo. En cuanto a la morfología, sin embargo, los hechos son algo diferentes, ya que la cabeza del pilar externo es más breve y redondeada que la del interno, adoptando una forma groseramente hemisférica con la cara plana mirando al otro pilar. Este, por el contrario muestra un engrosamiento capital que coapta con el contralateral (Fot. 62), pero de cuya zona superior parte a modo de una lengüeta que desliza sobre el contorno superior de la cabeza del otro pilar (Fot. 61) y finaliza sobre la primera célula

ciliada externa (Fots. 38,64,65 y 74a). Esta prolongación es tá ocupada casi en su totalidad por haz de microtúbulos y mi crofilamentos (Fot. 64) que, en realidad, están en continuidad con los que aparecen en el tallo. Efectivamente, parte de los mismos, concretamente los más mediales, no finalizan sobre el engrosamiento capital, sino que lo sobrepasan por encima e ingresan en la mencionada prolongación hasta finalizar en un pequeño engrosamiento distal que establece la misma sobre la primera célula ciliada externa (Fots. 64 y 65). Esta proyección externa del pilar interno, establece múltiples uniones con otros elementos, aunque el análisis de las mismas, será realizado con detenimiento en los párrafos siguientes.

De hecho, las relaciones que contraen las células de los pilares son, probablemente, uno de los capítulos más complicados de toda la morfología del órgano de Corti. Pensamos que estas estructuras contactan entre si, determinando entre ellas un espacio, pero también lo hacen con las células de las regiones externas e internas, confundiéndose en una intrincada organización pilares, células ciliadas y también células falángicas. El hecho de que las células de los pilares se dispongan en hileras continuas y presenten zonas adelgazadas en su región media, obliga, para sistematizar el problema, a considerar por separado las relaciones de las cabezas y de las bases, ya que por otra parte ambas zonas tienen entidad morfológica propia. De este modo, tendremos que estudiar los contactos a nivel basal y capital de los pila-

res externos e internos entre si, así como los de uno con otro pilar, y, por supuesto los del pilar interno con la célula ciliada externa de la primera hilera. Con mucho, la zona más complicada corresponde a los polos apicales de los pilares donde existen multitud de uniones que fijan las cabezas de los pilares tanto en sentido frontal (es decir, el externo con el interno, Fot. 62) como en sentido lateral (es decir, externas entre si e internas entre si, Fot.63). Se trata de uniones (Fots. 62,63 y 64) constituidas por dos refuerzos de membrana que se continúan con el material anhisto ya descrito que suele ocupar al menos dos tercios de la totalidad del engrosamiento capital. Estas membranas suelen mantener una línea intercelular clara de 18-20 nm.,presentando en conjunto el complejo una longitud variable pero que suele alcanzar casi toda la superficie del contacto capital, con la excepción que veremos a continuación.

El pilar interno, después de ofrecer el tortuoso y firme contacto frontal que acabamos de describir, posee desde el punto de afloramiento a la superficie (contacto con la célula ciliada interna) una prolongación que, como ya se ha comentado, cabalga sobre el pilar externo (Fot. 64),encontrándose a éste nivel multitud de uniones idénticas, aunque menores, a la anteriormente descrita (Fot. 64). En su porción final, la prolongación de la cabeza del pilar interno contacta con la superficie interna de la primera ciliada externa, encontrándose a este nivel un tipo de unión en el que destacan tanto la fusión puntiforme de la hoja externa de am

bas membranas como la aparición de gruesos refuerzos electro densos a uno y otro lado (Fots. 64 y 65). Estos refuerzos se continúan, por un lado, con la cutícula de la célula ciliada externa, en tanto que en el otro se observa la inserción de los microtúbulos antes mencionados; estas estructuras microtubulares también finalizan sobre los refuerzos de las uniones que modelan la lengüeta del pilar interno al deslizar so bre la cabeza del externo (Fot. 64). Por último, y dentro de la compleja articulación capital, queda por describir las uniones laterales, cuya morfología es en general superponible a la anterior; así, las lengüetas de los pilares internos se relacionan entre sí mediante el mismo tipo de disposi tivo que modelan sobre las ciliadas externas, en tanto que las zonas capitales dispuestas a la altura de las grandes condensaciones antes mencionadas establecen contactos superponibles a los de la Fot. 64 (detalle), con hendidura intercelular amplia y refuerzos laterales extensos e integrados por un fino enrejado filamentoso. En algunos casos, y median te cortes oblicuos afortunados, es posible demostrar, en las porciones laterales, un tipo distinto de contacto intercelular (Fot. 63), en el que las membranas, sin refuerzo alguno, están apuestas y separadas por una hendidura de 2-4 nm. llena de un material denso (Fot. 63, detalle). Este tipo de unión, sin embargo, es más infrecuente que las anteriormente descritas y, de hecho, bastante inconstante.

En resumen, por lo tanto, podemos sintetizar, como se expresa en la Figura 7, que la articulación capital de los

pilares presenta dos áreas de unión, una superficial y otra profunda. La zona más superficial del pilar interno desarrolla uniones que presentan la interlínea ocluida de forma puntiforme en múltiples zonas de su trayecto y que se realizan con la célula ciliada interna, con la externa y, en sentido lateral, con las lenguetas capitales de otros pilares internos. En profundidad se verifican contactos con refuerzos de membrana y aposición de las hojas externas, pero manteniendo una interlínea clara, fina y constante. Nos queda solo, para concluir esta complicada relación, describir la existencia de unas pequeñas uniones profundas en las que existen engrosamientos importantes y simétricos de membrana pero que, en general, suelen presentar muy breve recorrido, disponiéndose arrosariadamente a lo largo de las aposiciones zonales profundas de membrana; estas uniones se verifican con mayor frecuencia entre un pilar y finas prolongaciones del adyacente (Fot. 62).

La misma sistemática de la articulación de la cabeza de los pilares puede ser igualmente aplicada a las bases, solamente teniendo en cuenta que aquí al ser las relaciones entre las células externas e internas termino-terminales, no existe contacto a este nivel con ninguna otra célula, lo que simplifica notablemente la descripción de la zona.

Las porciones claras de los pies de las células de los pilares, portadoras del núcleo, se prolongan en sentido externo las internas e interno las externas, hasta tomar contacto, aproximadamente en la zona media del suelo del tu-

nel (Fot. 66), donde establecen una unión de perfil curvilíneo y levemente sinuoso que se extiende homogéneamente por toda la zona de contacto entre las células. Esta unión, que no presenta refuerzo alguno, exhibe una separación intercelular de 2-3 nm., en la que existe un material osmiófilo aparentemente anhisto (Fot. 66, detalle). En las caras laterales, tanto los pilares externos como los internos se aplican íntimamente por su base, pudiendo formar uniones similares a las descritas en el párrafo anterior (Fot. 67). Esta aposición de membranas se mantiene a todo lo largo del suelo del tunel, existiendo únicamente hendiduras para el paso de fibras nerviosas (Fot. 70) y dando por consiguiente un aspecto continuo a esta región. Es interesante hacer notar la existencia de interdigitaciones entre las membranas que aparecen constantemente y de preferencia en los puntos de afloramiento de las fibras nerviosas hacia el tunel de Corti (Fot. 70). Un caso especial lo constituyen las uniones laterales de los pilares en la porción fibrilar de los pies de éstos; a este nivel, el cuerpo vitreo, que como mencionamos presenta un adelgazamiento lateral, se refleja en sentido ascendente, determinando un área de condensación granular en cierto modo similar a las uniones capitales profundas (Fot. 68). Es precisamente en esta zona, a nivel externo, donde se establecen las grandes hendiduras entre pilares originadas por la diferente morfología de las partes de estos (Fots. 56, 62 y 68).

En resumen, la región basal de los pilares muestra, respecto a las relaciones propias de los elementos de la zona, un dispositivo constante de anclaje, que determina la existencia de un enlosado continuo del tunel que sólo se abre entre los adelgazados cuerpos de los pilares.

Finalmente, sólo citaremos las importantes relaciones neurales que existen en el tunel de Corti. A este nivel podemos observar la penetración de las fibras nerviosas a través de la cara interna del tunel. En esta pared, que muestra una estrecha aposición lateral de los pilares internos (Fot. 70), puede observarse como en la mitad inferior del tallo las células modelan soluciones de continuidad ovaladas y de bordes netos a través de las cuales ingresan en el tunel fascículos nerviosos (Fot. 69) provenientes del plexo espiral interno. Estas soluciones de continuidad, cuando se estudian con microscopía electrónica de transmisión (Fot. 54), resultan ser simples dehiscencias intercelulares, por las que deslizan los axones. No parece que a este nivel exista ningún tipo de dispositivos especializados, sino simplemente una pérdida de acoplamiento físico de las células.

Los axones que atraviesan la pared interna del tunel corresponden, en general, al tipo II, aunque pueden detectarse algunos quizá correspondientes al tipo III y otros del tipo I, pero siempre en menor cuantía. Esta tipificación es más sencilla cuando las fibras han alcanzado la luz del tunel (Fots. 71 a y 72), ya que es éste el destino más habitual. Sin embargo, no es infrecuente sorprender algún ramo

axónico encastrado en la base del tunel, donde la célula correspondiente moldea un alojamiento (Fot. 69) idéntico al que se describirá más tarde en la región externa y que parece en todo superponible al que muestran las células de Schwann para las fibras amielínicas. En cualquier caso, este tipo de estructura así como las uniones que muestra, etc., será analizado y discutido "in extenso" más adelante.

El destino de los axones del tunel es, como es bien conocido, el ingreso de los mismos en la zona externa, atravesando las fibras nerviosas la cara externa del tunel. Este paso se verifica a favor de los amplios espacios intercelulares que delimitan los tallos de los pilares externos, a través de los cuales circulan las fibras nerviosas (Fot. 56) sin ningún tipo de diferenciación; finalmente y una vez en la región externa, los axones muestran un comportamiento variable, que será objeto de estudio en el epígrafe siguiente.

123

REGION DE LAS CELULAS CILIADAS EXTERNAS

La región de las células ciliadas externas comprende todas las estructuras existentes desde el pilar externo has ta la célula más interna del curso espiral interno (Frontis). Las dos variedades de células que la componen son las células sensoriales y las células de Deiters, cuyas íntimas rela ciones obligan a una descripción conjunta de muchos de sus detalles morfológicos.

En el estrato más superficial de la región se encuen tran situadas las células ciliadas externas que se distribu-
yen en tres hileras (Fot. 74 a), manteniendo una perfecta adaptación con las células de Deiters. La célula ciliada ex terna es cilíndrica, alta, con el núcleo en disposición ba-
sal (Fot. 73) y consideraremos en ella, respecto a este ele-
mento, una zona superior y otra inferior al mismo. Esta di-
visión no solamente está basada en factores de orden sistemá tico o topográfico, sino en la existencia real de detalles

morfológicos específicos, como veremos a continuación.

En la región supranuclear encontramos la porción más diferenciada en el nivel más apical. El polo superficial de esta célula emite un denso manojo de cilios que dan nombre a la célula y que presentan una geometría muy precisa. Como veremos más adelante, al hablar de las variaciones espirales de las distintas estructuras del órgano de Corti, las células ciliadas y la membrana reticular son dos elementos poco uniformes. Por ello, daremos como célula tipo para la descripción del polo apical la célula sensorial de la espira basal, que, por otra parte, es la que se describe clásicamente, dado que es esta espira la más accesible a cualquier método de estudio que no sea la microscopía de barrido. Según esto, el polo apical de la célula ciliada externa presenta una forma pentagonal (Fots. 74 a, 76 y 83) y una emisión de cilios que conforman, en conjunto, una "V" (Fots. 74 a, 77 y 78). Los cilios de la célula sensorial externa no difieren en su estructura de los de la interna, pero sí lo hacen en la regular ordenación en hileras dentro de la configuración de los penachos ciliares. Existen, cada V ciliar, tres hileras consecutivas ordenadas por alturas, disponiéndose la más alta en la cara más externa del penacho y la más corta en la más interna (Fots. 78 y 98). Esta distribución tan precisa condiciona la existencia de una polaridad específica de los cilios (y en general de las cutículas) de las células ciliadas externas, que determinan diedros de angulación aproximada a 40° y cuyo vértice mira hacia la región externa (Fot. 74 a).

La falta frecuente del último cilio del ángulo puede condicionar una simetría de las ramas del penacho que da una imagen similar a una W, si bien ninguna de las dos disposiciones descritas son ni constantes en la misma espira ni en la misma región. El patrón de los penachos ciliares presenta una zona crucial para el cambio espiral, no sólo de esta estructura, sino en general para cualquiera que varíe, que vendría a estar situado a un cuarto de espira del comienzo de la segunda, donde se observa como las células de la tercera hilera poseen un pincel de cilios dispuestos en línea recta o ligeramente arqueada, que la segunda hilerla tiende a formar cuña y que, finalmente, la primera mantiene aun su simetría en V (Fot. 76). Lo mismo podríamos decir de las simetrías de las cutículas, que adoptan progresivamente contornos más suavizados hasta tener un aspecto redondeado con una ligera depresión en su cara interna, que le da aspecto de la huella del casco de un caballo (Fot. 98). La transcendencia de estos hallazgos morfológicos es cuestionable, si bien, como veremos en la discusión, el estudio de ciertas situaciones patológicas (intoxicación por antibióticos, trauma acústico, etc.) presentan un patrón lesional que coincide en muchas ocasiones con la mencionada variación espiral.

Dejando aparte las muy variables disposiciones geométricas de los penachos, nos interesará mas el estudio de la morfología propia del cilio, considerado individualmente. Desde este punto de vista, las variaciones son mucho menores, puesto que, independientemente de la altura a donde lo estu-

diemos, los demás parámetros y peculiaridades son extensibles a la totalidad del órgano de Corti. Los cilios son estructuras cilindroideas terminadas en punta roma y fuertemente estenosados en su zona de implantación (Fots. 75 y 77). Se componen de un material homogéneo, que presenta finas estrías en sentido longitudinal (Fot. 75) y que se condensa notablemente en el eje, sobre todo en las zonas próximas al polo libre de la célula, en cuya cutícula se hunde a modo de una aguja (Fot. 74 b). Esta condensación, por tanto, comienza poco antes de la implantación y determina una raíz de aproximadamente 0'8 micras de longitud máxima. El grosor y la altura de los cilios presenta dificultades para su correcta valoración considerando la existencia de inconvenientes como son las angulaciones por el microscopio de barrido y los cortes inclinados para transmisión. Con todo, consideramos muy aproximados los valores de 0'18 micras y 3 micras para el espesor y la longitud de los cilios de la hilera más externa de un penacho ciliar de la espira basal.

La inserción de las raíces ciliares se verifica en el seno de un material denso, finamente granular, que ocupa una banda de citoplasma de la célula sensorial externa inmediatamente subyacente a la membrana celular superficial (Fots. 73, 74b, 75 y 95). Este material no difiere esencialmente del que en disposición similar presentan las células ciliadas internas y que, como en aquella región, denominamos cutícula. La cutícula de las células ciliadas suelen presentar un límite inferior irregular, así como, generalmente, una prolonga-

ción que se adapta con el complejo de unión para la expansión falángica (Fot. 73). Este detalle está preferentemente marcado en aquellas células, o lugares de las células, donde la cutícula es más fina, puesto que si es gruesa (Fot. 95) la anchura de ésta y de la unión pueden ser similares, enmascarándose, aunque nunca totalmente, esta relación. Por otra parte, detalles como la existencia de grumos densos o cutículas más oscuras o más claras (Fots. 74b y 75) ya fueron comentados para las células internas, no mereciendo mayor atención por ser iguales aquí que allá. Una peculiaridad notable, sin embargo, que se repite en ambas regiones es la existencia de una agrupación de mitocondrias siempre en relación con la zona inferior de la cutícula (Fots. 73 y 75), cuyo tamaño y número es menor que en la región interna, pero en cualquier caso siempre apreciable. Finalmente, comentaremos como prácticamente constante la existencia, en superficie, de un relieve que se sitúa en el punto más externo de la cutícula y que, más o menos prominente, suele tener forma de botón (Fot. 77).

El resto de la región supranuclear, bajo la cutícula, lo constituye un largo y cilindro segmento de célula (Fot. 73) portador de sofisticadas asociaciones de organelas que pasaremos a comentar. En conjunto, esta porción de la célula posee un rico sistema de membranas y una gran cantidad de mitocondrias que pueden disponerse en la perifería del citoplasma ó en el centro del mismo. Cuando se sitúan en esta última posición, las cisternas del retículo endoplásmico se

disponen dactilarmente, colocándose las mitocondrias en la periferia de las mismas (Fot. 79). Esta estructura, que suele localizarse en la porción alta del segmento supranucleares (Fot. 73) conocida como cuerpo de Hensen, y su existencia no excluye la de cisternas libres en el espesor del citoplasma (Fot. 73), si bien estos últimos elementos los hemos encontrado de forma relativamente constante sobre todo en la porción subcuticular (Fot. 75). Las cisternas periféricas, también asociadas regularmente a mitocondrias, se disponen formando una muralla continua a todo lo largo de la membrana en toda esta región, excepto en la zona de la cutícula (Fot. 73). Se disponen estas cisternas en formaciones paralelas a la membrana, conformando hileras (Fot. 80). La existencia de espacios, muchas veces coincidentes entre las hileras, ha consagrado el término de "fenestradas" para este sistema de membranas. El número de hileras de cisternas que se aponen resulta ser, por otra parte, muy variable, ofreciendo en conjunto este complejo un aspecto irregular con engrosamientos y estenosis dispuestos de forma caprichosa. En este sentido, solamente en algunos casos hemos podido constatar una disminución progresiva del número de capas del complejo periférico de membranas, según descendemos en profundidad en la célula (Fot. 73). Fuera de estos detalles morfológicos nos queda reseñar, en esta porción supranuclear, la existencia de mitocondrias libres no relacionadas con retículo, si bien ciertamente suelen ser pocas y dispersas (Fot. 73).

El núcleo de las células sensoriales, como ya comentamos anteriormente, se dispone habitualmente entre la 4ª y la 5ª parte si dividieramos en 5 la célula (Fot. 73). Se trata de un elemento redondeado u oval, generalmente pequeño en relación al volumen celular y poseedor de una cromatina generalmente laxa (Fot. 73). La región nuclear es lugar de interés para el sistema de membranas fenestradas, ya que justamente a este nivel ese elemento sufre un adelgazamiento brusco, quedando conformado a este nivel por una única capa (Fot. 73, 81 y 82).

El polo basal o región infranuclear de las células sensoriales externas presenta una organización en todo diferente al supranuclear. Las cisternas de retículo endoplásmico se disponen en una sola capa en la periferia y se incluyen muchas veces dentro de dispositivos sinápticos, apareciendo también con frecuencia libres en el seno de la matriz hialoplásmica y sin asociarse de forma clara a estructuras mitocondriales (Fots. 81 y 82). Las mitocondrias son en esta región especialmente abundantes (Fot. 73), disponiéndose unas veces de forma desordenada (Fot. 82), y otras con tendencia a ordenarse según la dirección de formaciones de aspecto microtubular que podemos encontrar en diferente cantidad a este nivel. Esta aglomeración de mitocondrias corresponde, ultraestructuralmente, al cuerpo de Retzius, que describieran los autores clásicos con microscopía de luz.

El dato más llamativo en la porción infranuclear consiste en la presencia de terminaciones nerviosas a este ni-

vel, que conforman a modo de un caliz que abraza el polo inferior de la célula ciliada. Este caliz está modelado por dos tipos distintos de botones (Fots. 81 y 90), unos grandes, periféricos y densamente poblados de vesículas, y otros pequeños, centrales y con menos dotación de estos elementos. La estructura de las regiones citoplásmicas enfrentadas a uno y otro tipo de terminación, son diferentes (Fot. 82), pero en general nuestros datos en este sentido no aportan nada significativo, y por lo mismo, no serán objeto de análisis prolijo, pues ello solo conduciría a repetir datos conocidos y sobre los que existèn un acuerdo unánime.

La contemplación en conjunto de la célula sensorial externa obliga a resaltar de ella la enorme diferencia existente entre la región infranuclear y la supranuclear, no solamente por la extrema diferencia entre el polo ciliar y el sináptico, sino en cuanto a la distribución del citoplasma y sus organelas. Queremos, por tanto, llamar la atención sobre la variación del sistema de membranas fenestradas, que se convierte en una monocapa a nivel basal, sobre la diferente organización de las mitocondrias en cuanto a número y distribución así como sobre la existencia de elementos microtubulares dispuestos exclusivamente bajo el núcleo.

Las células de sostén para las ciliadas externas conforman el estrato profundo de esta región y muestran una disposición peculiar, relacionándose doblemente con la célula sensorial a nivel apical y con la membrana basilar en su polo basal. Esta ordenación tan precisa, como demuestran las

imágenes de barrido (Fot. 83) de esta región, permite, como acabamos de hacer con las células sensoriales, establecer para las de Deiters una división por niveles de su cuerpo celular. Efectivamente, el análisis de este tipo de imágenes nos muestra a las células de Deiters como un elemento de soma globuloso, en el seno del cual se aloja a modo de un telescopaje, el cuerpo de las células ciliadas (Fots. 83 y 84). A este nivel, aproximadamente, nace del soma (Fot. 84) una expansión larga, fina y flexuosa (falange de Deiters) que sigue un trayecto oblicuamente ascendente hasta la altura del polo apical de las células ciliadas externas, donde se abre en abanico para ocupar los espacios superficiales entre las células ciliadas externas (Fot. 83), modelando lo que se conoce como membrana reticular.

Desde un punto de vista estructural, la célula de Deiters presenta dos áreas bien diferenciadas, a saber, el soma y la expansión falángica con su zona de arranque. Así, la zona basal de la célula, presenta una morfología alargada haciendo protusión su cuerpo hacia los espacios de Nuell y adoptando en superficie un contorno ligeramente redondeado (Fots. 83 y 84). Como ya es sabido, los cuerpos celulares de las células falángicas se aplican sólidamente sobre la membrana basilar (Fots. 85, 86 y 87), con la que muestran una particular relación, ya que presentan de forma casi constante, refuerzos de membrana irregulares a todo lo largo de los puntos de contacto, ofreciendo, por esta razón, un aspecto típicamente arrosariado (Fots. 85 y 87). Junto con ello es

frecuente encontrar pequeñas invaginaciones de la membrana, en cuyo interior se suele encontrar material de la zona superficial de la membrana basilar (Fots. 85,86 y 87).

El citoplasma del cuerpo de las células falángicas, singularmente en su parte basal, es extraordinariamente llamativo debido a la escasez de organoides que contienen (Fots. 85 y 87). Estos, que se limitan a algunas mitocondrias de situación parabasal, destacan sobre un hialoplasma que recuerda al de las células propias del surco, si bien aparece algo más flocular. Con la excepción del núcleo, que suele ser redondeado y de cromatina dispersa (Fot. 90), son pocos los detalles que se ofrecen al observador. Los dispositivos de unión de estas células corresponden a dos tipos, que se diferencian tanto por su morfología como por su localización. El primero (Fot. 87) está inmediatamente por encima de la membrana basal, y corresponde a una unión no excesivamente larga, caracterizada por una dehiscencia intercelular electrolúcida y homogénea de unos 250 Å de espesor. A uno y otro lado de las membranas celulares que delimitan este espacio existe un material denso, simétricamente dispuesto y que en imágenes de alta resolución (Fot. 87, detalle) parece estar integrado por un fino entramado filamentoso. En conjunto, esta disposición (que también aparece entre la base de la primera célula de Deiters y el pilar externo), recuerda a la unión intercapital de los pilares, si bien su longitud es siempre menor.

En las áreas inmediatamente suprayacentes a esta unión aparece el segundo tipo, que, en imágenes de poco aumento parece una fusión completa y prolongada de ambas membranas (Fots. 85 y 87). Sin embargo cuando esta zona, que puede alcanzar hasta 50 nm de longitud, se examina con mejor resolución (Fot. 85, detalle), parece tratarse de una formación distinta, cuyo espesor es superior al doble de la membrana celular y sin discontinuidades aparentes. La zona central aparece ocupada por material denso en el que no es posible discernir claramente la hoja externa de las membranas que, sin embargo, no parece que estén fundidas. Este tipo de unión se encuentra no sólo aquí sino también en los puntos en los que la célula falángica toma contacto con las fibras nerviosas. A este nivel, las estructuras neurales pueden aparecer simplemente dispuestas entre dos células de Deiters, pero en otros casos aparecen englobadas en una gotiera modelada por la propia célula (Fots. 88 y 89). En esta circunstancia puede ocurrir que se trate de una excavación abierta o parcialmente cerrada (Fot. 88), pero en otras muchas la susodicha excavación está completamente cerrada por uniones semejantes a las encontradas en el segmento basal (Fot. 89).

La estructura de la porción supranuclear cambia considerablemente respecto a la anteriormente comentada. A este nivel (Fot. 91), el citoplasma pierde su aspecto flocular y aparece relleno de mitocondrias y, sobre todo, de vesículas irregulares, de 0'5 micras de diámetro, limitadas por membrana

trilaminar y aparentemente sin contenido, aunque algunas de ellas parecen estar en relación directa con el medio extracelular (Fot. 91). Junto a estas vesículas es posible detectar un fuerte incremento en la dotación de retículo endoplásmico liso, que se dispone en pequeñas cisternas, generalmente ovaladas y rellenas de material medianamente osmiófilo. En esta zona supranuclear residen, por lo demás, las dos diferenciaciones más significativas, a saber, el alojamiento de la célula sensorial y el nacimiento de la expansión falángica.

Como es bien conocido, la célula ciliada externa muestra una relación con la de Deiters equiparable a la de un diente con su alveolo. Esta relación, que se puede evidenciar con toda claridad mediante microscopía electrónica de barrido, se forma a expensas de una elevación laminar del cuerpo de la célula de Deiters, que abraza en todo su contorno al polo basal de la célula ciliada (Fot. 84). El examen estructural de esta región muestra (Fot. 82) que las características de la célula falángica no se separan grandemente de las del resto de la porción supranuclear, con la excepción de la presencia de un material delicadamente osmiófilo que bordea el área de contacto entre la célula ciliada y la de Deiters. Este contacto, sin embargo, no muestra nunca una diferenciación equiparable a la descrita en los polos basales y, mas bien parece una simple gelificación de la estructura hialoplásmica a este nivel.

El segundo accidente morfológico antes enunciado, es decir, el nacimiento de la expansión falángica, se señala

por la aparición de algunos microtúbulos que pronto forman haces confluyentes excéntricamente al área superoexterna del citoplasma de la célula falángica. En este lugar, que en microscopía electrónica de barrido se expresa como una elevación del contorno celular (Fot. 84), existe una acumulación espiraliforme de cisternas de retículo liso (Fot. 92) que también se pueden detectar, aunque en forma dispersa, en el tramo inicial de la expansión falángica. Dentro de la misma, sin embargo, lo más llamativo (junto a las irregularidades de la membrana celular) es la existencia de un haz de microtúbulos, que si al principio son excéntricos (Fot. 92), tienden a ocupar el eje de la expansión a medida que ascienden, conformando, en el segmento medio de la misma, un retículo de túbulos y filamentos (Fot. 93) superponible al descrito para los pilares, aunque no tan bien desarrollado.

A medida que se asciende, la morfología de la expansión falángica va modificándose paulatinamente hasta llegar a las proximidades del polo apical de la célula ciliada externa, donde la expansión se ensancha y recobra la morfología de la porción supranuclear del soma (vesículas claras irregulares, retículo liso, etc.), estableciendo firmes contactos con los polos ciliados de las células sensoriales y con expansiones falángicas vecinas (Fot. 94). Estas uniones son diferentes según se establezcan entre una falange y una célula ciliada externa o entre dos falanges. En el primer caso (Fot. 95), la unión es idéntica a la descrita entre el pilar interno y la primera célula ciliada externa, encontrán

dose un área de fusión discontinua de la hoja externa de las membranas con refuerzos densos a ambos lados, que se relacionan, respectivamente, con la placa cuticular y con los filamentos de la expansión falángica (Fig. 95).

Por el contrario, las uniones establecidas entre dos expansiones falángicas muestran un complejo yuncional diferente, en el que pueden aislarse hasta tres tipos distintos de contactos (Fot. 94). El primero, de localización apical (Fot. 94, detalle), es prácticamente igual que el descrito en el párrafo anterior, aunque más breve y sin relación con los microtúbulos. Por debajo de éste, y de forma inconstante, se puede encontrar una zona donde las membranas se aproximan hasta una distancia de 30-35 nm. sin establecer contacto y sin ser paralelas, apareciendo en ambos lados una grosera condensación piramidal de material denso y aparentemente anhisto (Fot. 94). Finalmente, en el plano subyacente a esta unión aparece, y ahora de forma rigurosamente constante, una interdigitación de las membranas (Fig. 94), que se tornan paralelas en algunos segmentos y muestran una hendidura electrolúcida de 18-20 nm. rodeada de refuerzos simétricos a ambos lados, produciendo una imagen semejante a la unión intercapital de los pilares.

Sin embargo, con independencia de las uniones, quizá el elemento más llamativo de la membrana reticular sea la extraordinaria dotación de microvillis existente a este nivel (Fots. 96, 98 y 100). Dado que, como vimos, las cutículas de las células sensoriales externas son elementos libres de mi-

crovellosidades, todos los que hay en la región corresponden a la membrana reticular . La emisión de microvillis de las prolongaciones falángicas tiene una zona de alto grado de especialización, que se situa en el punto de articulación de la primera falange de Deiters con la célula sensorial externa de la primera y segunda hilera (Fot. 96). En este lugar, y con mayor intensidad cuando más apical, existe un conjunto de microvellosidades largas y generalmente terminadas en maza, que presentan aspecto de palillo de tambor y delimitan un espacio central que, extrañamente, suele poseer pocas microvellosidades (Fot. 96). Por lo demás, las zonas entre la segunda y tercera hilera y las externas a ésta muestran una emisión uniforme, aunque de variable densidad, de microvellosidades (Fots. 97 y 98). Finalmente, la forma superficial de las prolongaciones falángicas suele ser como la de las células sensoriales, poliédrica en el región basal y redondeada en espiras más altas.

En conjunto se trata, pues, de un sistema de células que presenta un nivel basal de relativa inespecificidad histológica y un polo apical en cambio muy diferenciado que conforma un caliz para la base de la célula ciliada externa y un medio de anclaje para el apex de esta última.

137

REGION EXTERNA

Denominamos región externa de la escala media al espa
cio delimitado, en su cara externa, por la lámina de los con
tornos, en su cara inferior por la membrana basilar y el li-
gamento espiral y en su cara medial por la superficie endo-
linfática, comprendida entre la última hilera de expansiones
falángicas y la estria vascular (Frontis). Esta última super
ficie está dispuesta en dos planos perpendiculares que se
cortan a nivel de lo que se conoce como surco espiral exter-
no. El primer plano, paralelo a la basal, contiene las célu-
las de Hensen y Claudius y conforma el extremo distal de la
base celular de la ramba media. El plano perpendicular a és-
te, que forma la cara (o pared) externa de dicha ramba, com-
prende las células de revestimiento superficial y, en la pro
fundidad del surco espiral externo, las que se conocen como
células del surco externo. Subyacente a estas, y también a
la estria vascular, y extendiéndose hasta el ligamento y has

ta la lámina de los contornos, se encuentra un tejido altamente vascularizado y de matriz fibrilar, al que designaremos como corion de la zona externa o, simplemente, corion externo. Comenzaremos el estudio de esta complicada zona describiendo de dentro a fuera, es decir, primero las células de Hensen y Claudius y luego la pared externa de la escala media, con los múltiples accidentes y tipos celulares que contienen(Frontis).

Las células de Hensen constituyen una empalizada de células prismáticas ó cúbicas que tapizan la membrana basilar (Fot. 101) en la región inmediatamente más externa a la tercera prolongación falángica (Fot. 105). Se trata de elementos cilindroideos, cuya altura va decreciendo a medida que se alejan del tunel hasta tornarse prácticamente cuboideas (Fot. 101). Esta variación en la forma general tiene una expresión espiral especialmente significativa en el aspecto del polo mundial. Así, en tanto que las células de la espira basal presentan superficie plana y suavemente declive, aplicándose unas a otras en un enlosado casi geométrico (Fot. 74a), a partir de la segunda espira las células más externas se tornan progresivamente globulosas hasta conformar una banda de células que asemejan un auténtico empedrado (Fot. 99), imagen ésta que, como veremos, no corresponde a una configuración irrelevante sino que, por el contrario, es portadora de importantes modificaciones de la estructura celular.

En cuanto a ésta se refiere, estudiaremos, sucesivamente, los polos apical y basal, así como las caras latera-

les y el contenido citoplásmico. El polo apical de la célula de Hensen, del que hemos visto ya la inconstancia de su forma, está provisto de un tupidísimo tapiz de microvellosidades cuya densidad es una de las mayores del órgano de Corti. El tapiz de microvillis es muy espeso en los polos apicales (Fots. 105, 106, 111), tanto que, a veces, una de las características más notorias de todas las células de la rampa media, como es la de encontrarse los límites celulares remarcados por los abundantes microvillis, queda aquí parcialmente enmascarada por la extrema abundancia de estas diferenciaciones. Su configuración interna, analizada con microscopía electrónica de transmisión, no muestra grandes diferencias con las descritas en las células del surco espiral interno y, en general, en el resto del órgano de Corti. Se trata de formaciones digitiformes revestidas por la membrana celular y con un contenido anhisto algo más denso que el del resto del citoplasma (Fots. 101 y 102); en las bases de las microvellosidades, cuyo diámetro oscila entre 43 y 45 nm., pueden encontrarse pequeñas vesículas de micropinocitosis en número extraordinariamente variable de unas a otras células.

La transición entre la cara superior y las laterales viene establecida por el punto de contacto con las células adyacentes; estas zonas aparecen deprimidas con respecto a la altura máxima de la célula (Fots. 101 y 102) y en ellas se aprecia, como se comentó anteriormente, una marcada condensación de microvellosidades que parecen obturar parcialmente el espacio extracelular inmediatamente suprayacente al

contacto entre dos células de Hensen. (Fot. 102). Estos contactos, por otro lado, no son en modo alguno áreas indiferenciadas de aposición de membranas, sino que muestran un dispositivo de unión que, a pequeño aumento (Fots. 101 y 102), se expresa como una línea elevadamente electrodensa que parece abarcar ambos límites celulares. El análisis de las imágenes de alta resolución de esta zona (Fot. 102, detalle) demuestra que se trata de un área breve, de 0'2 micras de longitud, en la cual las membranas de ambas células aparecen como empujadas en el seno de un material fuertemente osmiofílico que se extiende por las áreas citoplásmicas circundantes; el comportamiento de las membranas dentro de este material es semejante al de otras uniones ya comentadas, pues las mismas se aproximan extraordinariamente, hasta el punto de aparecer múltiples fusiones puntiformes de la hoja externa de la membrana de ambas células.

Las caras laterales de estas células pueden ser perfectamente rectilíneas, manteniendo una estrecha hendidura (Fot. 102), aunque esto es la excepción, ya que lo habitual es encontrar amplios espacios intercelulares, que por otra parte, se suelen frecuentemente mostrar ocupados por la interposición de prolongaciones de células dispuestas en otro plano distinto al de corte (Fot. 101). Estos fenómenos, junto con la existencia de más pequeñas y próximas excrecencias y de digitaciones filiformes (Fot. 103), hacen que este espacio sea extremadamente intrincado e irregular.

La cara inferior de la célula se apoya directamente sobre la membrana basilar, de la que está separada, al igual que las restantes células del órgano de Corti, por una fina lámina basal (Fot. 101) cuyas características ya han sido descritas más arriba. A este nivel la célula puede presentar algunos tenues e inconstantes refuerzos, así como alguna invaginación leve o vesículas de micropinocitosis (Fot. 101). El núcleo suele ser redondeado, a veces discretamente irregular (Fot. 101), y suele residir en la porción central del citoplasma, aunque, en ocasiones, puede desplazarse hacia las caras laterales. En cuanto al citoplasma, uno de los datos más llamativos es su carencia en organoides, ya que los mismos se hallan representados únicamente por algunas pequeñas mitocondrias distribuidas al azar y por muy escasos lisosomas y cisternas de retículo endoplásmico (Fots. 101, 102 y 103). El hialoplasma es flocular, y presenta una densidad electrónica sumamente variable, desde ser prácticamente electrolúcido hasta alcanzar una moderada osmiofilia (Fot. 101); estas variaciones no son sistematizables para el conjunto de células de Hensen, lo que induce a pensar que reflejan estadios funcionales distintos en la matriz citoplásmica.

El hallazgo más prominente dentro del citoplasma de las células de Hensen reside en la aparición de formaciones esferoideas, de densidad algo superior a la del hialoplasma circundante y que no están separadas de él por membrana alguna (Fot. 102 y 103). Estas formaciones, que son las respon

sables del abombamiento del polo libre que se ha descrito anteriormente, pueden observarse incluso con los bajos aumentos que proporciona el estereomicroscopio empleado para la micro disección. Efectivamente, ya en el curso de este proceso puede detectarse la existencia de una banda fuertemente osmófila en las espiras más altas, que es prácticamente el lugar donde los cortes ultrafinos revelan mayor cantidad de las gotitas antes referidas.

La aplicación de técnicas histoquímicas adecuadas (Sudan III, Oil Red-O) permitieron confirmar el carácter lipídico de estas inclusiones, así como la peculiar distribución de las mismas. En este sentido, las técnicas ópticas selectivas nos permitieron encontrar que a un cuarto de espira del comienzo de la segunda aparecen las primeras variaciones, ofreciendo la tercera y el apex un aspecto abigarrado a causa de una banda continua de cuerpos lipídicos esféricos, muchas veces superpuestos y en relación con la región de la célula de Hensen (Fots. 104 a y b).

Estas células globulosas apicales, cuando son estudiadas con microscopía electrónica de barrido muestran interesantes variaciones. El polo mundial, que habitualmente es, como se dijo, abombado y cubierto todo él de microvillis, presenta a veces una depresión central donde las diferencias mencionadas se clarifican o desaparecen totalmente (Fot. 106). En otras ocasiones esta zona central puede presentar distintos grados de ulceración, mostrando restos de membrana desgastandose (Fot. 107) o totalmente desarraigados

(Fots. 108 y 109). En las células en esta situación se encuentra, casi constantemente, un material homogéneo que cubre los bordes de la excavación central y que se derrama , ocultando los microvillis próximos (Fots. 107 y 108). Estas imágenes, que a todas luces ilustran un proceso activo de secreción, es muy raro observarlas en células aisladas, siendo lo más frecuente encontrar cortos segmentos de espira en estado de actividad, junto a otros de superficie lisa o en estado de reposo (Fot. 110).

Donde el tapiz de la región externa disminuye de altura tornándose cúbico, se denomina a las células que lo componen de Claudius. Estas células suelen presentar alguna mayor cantidad de organoides que las de Hensen, no habiéndolas observado nunca en relación con inclusiones lipídicas. Con estas dos salvedades, no merecen, a nuestro juicio, descripción aparte de las células de Hensen, puesto que la mayoría de las características citológicas coinciden ampliamente (Fot. 112).

La última célula de Claudius representa el punto más lateral de la cara inferior de la rampa media. A partir de este lugar el contorno de la misma se hace ascendente (Fots. 112, 113 y 115 a), configurando lo que se conoce como cara (o pared) externa de la rampa media. Esta cara se extiende hasta la implantación distal de la membrana de Reissner, comprendiendo la prominencia espiral externa y la estria vascular. Sin embargo, y dada su gran complejidad, esta última estructura será analizada en el párrafo siguiente,

aunque, en puridad topográfica, debería ser descrita en éste epígrafe. Esta cara externa puede nacer de forma abrupta, formando un ángulo de 90° con el plano de las células de Claudius, como ocurre en las espiras altas (Fot. 115 a), ó bien formando un arco más suave en las espiras basales (Fots. 112 y 113). Debido a la complejidad arquitectural de esta zona, comenzaremos comentando, por motivos estrictamente expositivos, la configuración de la pared externa en la espira basal, para, a continuación, estudiar sus variaciones en las espiras apicales.

Como ya se ha referido, en la espira basal la última célula de Claudius (cuyo polo libre inicia la inflexión ascendente, Fot. 112) se continúa con las células de revestimiento de la cara externa. Estos elementos forman una monocapa de células aplanadas que se extiende hasta la estria vascular (Fot. 113), asentando sobre un tejido complejo y bien vascularizado al que provisionalmente denominaremos corion de la región externa (corion externo), y con el que toman relación íntima a todos los niveles excepto en el área de contacto con la última célula de Claudius. A este nivel, y hundiéndose en la profundidad hasta el ligamento espiral, existe un acúmulo celular netamente diferenciado (Fots. 112 y 113), que se conoce como células del surco externo. Este acúmulo celular, de contorno groseramente triangular (Fot. 113), se relaciona apicalmente con las células de revestimiento y medialmente con las células de Claudius, en tanto que por sus contornos inferior y lateral se encuentra inmerso en el

corion externo antes referido (Fot. 113). Una vez hechas estas precisiones pasaremos a analizar detenidamente cada uno de los componentes enunciados, a saber, células superficiales, células del surco externo y corion externo.

Las células superficiales (Fots. 112, 113, 120 y 121), como ya se ha adelantado, son elementos aplanados o cuboideos, de elevada densidad hialoplásmica y que muestran un amplio núcleo, habitualmente con una o más escotaduras y con cromatina dispersa, pero también condensada en gruesos romo centros de situación, en general, periférica; el nucleolo no suele ser evidente. En el citoplasma residen escasas mitocondrias y cuerpos multivesiculares, existiendo igualmente algunos polirribosomas y microfilamentos. En cuanto al contorno de la célula, la cara libre, es decir, la que está bañada por endolinfa, muestra un perfil liso, sólo interrumpido por escasas y breves microvellosidades (Fot. 121).

Las caras laterales de la célula, muestran discretas irregularidades y cierta tendencia a la interdigitación (Fot. 120) con células vecinas, si bien el caracter más llamativo a este nivel es la existencia de unos complejos de unión en los que las membranas se funden de forma discontinua a nivel de su hoja externa (Fot. 120). Este mismo tipo de unión aparece entre la última célula de Claudius y la primera de las que nos ocupan (Fot. 114), al menos en la espira basal, pues en lugares más altos las cosas quizá ocurran de forma diferente. En cuanto a la cara restante, suele presentar un contorno con algunas irregularidades, y asienta sobre

una basal continúa (Fot. 121) que la separa del tejido subyacente a todos los niveles, excepto en las áreas de continuidad con las células de Claudius y en la terminación de este revestimiento a nivel de la estria vascular. Efectivamente, la membrana basal en relación con las células superficiales no se introduce entre estas y las células del surco, sino que se refleja sobre estas (Fots. 112, 113, 120 y 121) para, después de bordear el conjunto de las mismas, continuarse con la basal subyacente a las células de Claudius (Fot. 115). Resulta, por lo tanto, que las primeras células superficiales (contando a partir de la última célula de Claudius) no asientan sobre lámina basal alguna, sino sobre las células del surco externo (Fots. 112, 113, 114, 120 y 121), con las que efectúan algunas interdigitaciones (Fot. 112) salpicadas, eventualmente, de uniones puntiformes (Fot. 120).

El otro extremo de la cinta de células de revestimiento finaliza, como ya se ha comentado, a nivel de la estria vascular. A este nivel, ocurren, a su vez, dos tipos de variaciones en el patrón morfológico anteriormente establecido; la primera de estas variaciones atañe al conjunto de la forma celular, que se va tornando más alargada a medida que las células superficiales comienzan a recubrir los primeros tramos de la estria vascular (Fot. 121). La segunda, y conceptualmente la más importante, se refiere al comportamiento de la membrana basal, que, como ocurría en el otro extremo del revestimiento superficial, no se introduce entre esta y la estria vascular sino que se refleja sobre las primeras célu-

las de esta estructura (Fot. 121), de suerte que las últimas células del revestimiento superficial del surco asientan directamente sobre los elementos de la estria vascular, estableciendo relaciones de continuidad en general más lineales (Fot. 121) que las que antes se han descrito entre células superficiales y las del surco externo.

Una vez conocida la citología y las variaciones que en ambos extremos presenta la banda superficial de la pared externa, sólo nos queda por referir el perfil general de la misma, que no es, como pudiera pensarse, rigurosamente liso, ya que hacia la mitad del mismo el epitelio de revestimiento hace una discreta prominencia hacia la luz de la rampa media. Esta prominencia (Fots. 113 y 121) es lo que se conoce como prominencia espiral interna, cuya configuración será analizada más adelante ya que la participación de las células superficiales en su modelación es de carácter colateral.

El segundo de los componentes de la cara externa de la rampa media, según se enunció más arriba, corresponde a un acúmulo profundo de células existentes en el ángulo de reflexión (surco externo) y que, por esta razón, se denominan células del surco externo. Como ya se ha referido, este grupo celular se encuentra incluido dentro de una lámina basal que se continúa, por un extremo, con la de las células de Claudius y por el otro con la de las células superficiales de la prominencia. Este acúmulo celular, que se introduce a modo de cuña entre la última célula de Claudius y la primera del revestimiento superficial (Fots. 113 y 114), está inte-

grado por elementos de talla mediana y de contorno oval o re dondeado. El núcleo suele ocupar una porción central, y presenta un perfil liso y una forma variable, aunque nunca demasiado irregular; la cromatina suele ser pulverulenta, con algunos pequeños acúmulos de heterocromatina adheridos a la ca rioteca. El citoplasma presenta una densidad intermedia entre las células superficiales y las de Caludius (Fots. 112, 113 y 114), y en su interior se destaca una relativa riqueza en mitocondrias (Fot. 113), en general pequeñas y muy oscuras, así como una buena dotación de ribosomas libres. En cam bio, es llamativo el escaso desarrollo del sistema vacuolar citoplásmico en todas sus modalidades, con excepción de algún lisosoma; existen algunos microfilamentos intracitoplásmicos en proporción variable (Fot. 120).

En la periferia celular reside, quizá, el carácter más significativo de estos elementos que muestran canalículos intercelulares, cuya luz está parcialmente obturada por interdigitaciones de las membranas celulares (Fot. 120). Estos canalículos e interdigitaciones, que recuerdan en grado sumo a los descritos para los complejos interdentes del limbo, pueden encontrarse tanto en zonas superficiales como en las más profundas, apareciendo entonces limitadas del te jido subyacente únicamente por la membrana basal (Fot. 119), que, como en las células interdentes, no se introduce jamás en los canalículos. Otro carácter importante de las mismas, y que también recuerda a las células interdentes, es la aparición de áreas de aproximación de las membranas que

parecen obliterar la periferia de estos canales (Fots. 119 y 120). El examen de estas áreas revela que se trata de lugares donde las membranas celulares aparecen paralelas y separadas por un espacio de 2-3 nm. lleno de un material homogéneo y de elevada densidad electrónica (Fot. 120, detalle).

Por fin, y para concluir la descripción de las células del surco externo de la espira basal, sólo nos queda referir el comportamiento en profundidad del conjunto celular. El examen atento de las Fotos 112 y 113 pone de manifiesto que los límites inferior y lateral de este conjunto celular distan mucho de ser rectilíneos o, por lo menos, lisos. Por el contrario, es posible advertir groseras irregularidades, de forma que existen, dentro del acúmulo, grandes espacios revestidos por membrana basal y rellenos de tejido subyacente, produciendo una imagen que recuerda, salvando las diferencias, la de un corte oblicuo del epitelio cutáneo con las papilas hundiéndose en el dermis. En realidad, la existencia de penetraciones papilares profundas, de calibre progresivamente menor, es muy fácilmente evidenciable en el tejido subyacente (Fots. 117 y 118). Estos hechos, junto con la observación, en cortes ultrafinos de planos profundos, de las interdigitaciones y canalículos intercelulares mencionados, así como el comportamiento de la membrana basal (Fots. 117 y 118), hacen de todo punto incontrovertible su identificación como células del surco externo. En nuestro material, estas papilas, que se hunden en el tejido subyacente como

los dedos de una mano en una pella de manteca, se dirigen tanto en sentido lateral como descendente, alcanzando incluso los tramos superiores del ligamento espiral (Fot. 145). En estas excursiones en profundidad las células del surco externo se relacionan de forma indiscriminada con los elementos propios del lugar, sin adoptar ninguna disposición anatómica significativa al respecto.

La exposición que hasta aquí se ha efectuado corresponde, como ya se adelantó, a la espira basal, ya que, como igualmente se ha advertido, la morfología puede sufrir algunas variaciones en espiras apicales. Así, en el apex (Fot. 115 a), donde el ángulo de la pared externa es de 90° , el acúmulo de células del surco presenta un contorno inferior más rectilíneo que en la espira basal, y sobre todo, las relaciones intercelulares son diferentes. Así, el examen de la Fot. 115 a) permite evidenciar que las células densas, superficiales, no están en contacto directo con las células de Claudius, sino que existe un corto segmento ocupado por elementos en todo semejantes a las células del surco (y en continuidad con ellas) que afloran a la luz de la escala media. Las imágenes de mayor resolución (Fot. 116) parecen confirmar este extremo, si bien entre la zona que baña la endolinfa y el núcleo existe un límite celular, dato éste que nos permite atestiguar de forma incontrovertible la naturaleza de las expansiones en contacto con la luz de la rampa coclear. En cualquier caso, estas expansiones (que forman entre sí, con la célula de Claudius y con las de revesti

miento superficial uniones idénticas a las descritas anteriormente para la espira basal a este nivel, Fot. 116, detalle) parecen morfológicamente semejantes a las células del surco inmediatamente subyacentes, aunque este detalle tiene un valor relativo ya que, por problemas de procesamiento, es sumamente difícil obtener cortes panorámicos de esta zona.

Una vez ultimado el análisis tanto de las células del surco como de las superficiales, pasaremos a estudiar el tercer elemento de los anteriormente enunciados como integrantes de la pared externa. En atención a su vascularización, a su componente fibrilar y a otra serie de caracteres que serán de inmediato expuestos, adoptaremos, provisionalmente, la designación de corion externo para este tejido, ya que se trata de una estructura poco conocida en la actualidad y que, por sus relaciones con el ligamento espiral externo y con otras estructuras vecinas, se presta un tanto al confusionismo. Al objeto de, en la medida de lo posible, no contribuir al mismo, parece oportuno delimitar con la mayor exactitud posible las áreas ocupadas por este tejido, cuyo límite inferior estaría representado por el ligamento espiral externo (que presenta una estructura bien distinta), en tanto que el superior lo hemos podido seguir hasta la implantación distal de la membrana de Reissner; medialmente está delimitado por la estria vascular, el epitelio de revestimiento superficial y la masa principal de células del surco, cuyas papilas se adentran en el mismo. En cuanto a su contorno lateral no nos

ha sido posible determinarlo, ya que parte de este tejido queda, posiblemente, unido al caracol óseo al extraer el contenido membranoso del mismo.

En cuanto a su configuración general, el corion externo consta de 3 elementos básicos, a saber, células, sustancia fundamental y fibras, además de un importante componente vascular asociado y que, junto al del limbo espiral, es el más prominente de toda la escala media excepción hecha de la estria vascular. Comentaremos secuencialmente los caracteres genéricos más importantes de cada uno de estos elementos, comenzando por las células y tomando como patrón inicial el promontorio espiral y zonas inmediatas; una vez establecido éste pasaremos a abordar el análisis de sus variaciones topográficas que, como se verá, son muchas y complicadas.

Centrandonos ya en el área mencionada, las células propias del corion son elementos de talla grande, con núcleo central e índice núcleo-citoplásmico relativamente bajo (Fot. 121). El núcleo suele ser oval o redondeado, a veces con pequeñas escotaduras y una cromatina poco expresiva morfológicamente hablando. El citoplasma muestra una densidad electrónica intermedia entre las células del surco y las superficiales (Fots. 113 y 121), aunque el carácter a primera vista más llamativo es el elevado número de mitocondrias existentes que, incluso, permite identificar estos elementos en las imágenes panorámicas (Fots. 113 y 121) sin atender a más datos. Estos corpúsculos son habitualmente pequeños, densos, redondos u ovales y tienden a disponerse en acúmulos

muchas veces en situación perinuclear. Otro organoide citoplásmico bien desarrollado son los ribosomas y retículo endoplásmico, así como ocasionalmente el aparato de Golgi y los lisosomas (Fot. 122). Sin embargo, el componente quizá más llamativo, junto al condrioma, esté representado por los microtúbulos y microfilamentos, que si bien pueden pasar de sapercibidos en un primer examen, no por ello dejan de ser extraordinariamente abundantes (Fots. 119 y 125). Tanto los filamentos como los microtúbulos guardan las dimensiones habituales en cuanto a su grosor; su longitud, por razones obvias, no es determinable mediante análisis electromicroscópico. Es interesante significar que la trayectoria de los microtúbulos suele ser rectilínea, en tanto que la de los filamentos es más flexuosa con abundantes lazos, incurvaciones etc. (Fot. 125).

El contorno de las células del corion, en la zona que hemos elegido, es extraordinariamente complejo (Fots. 113 y 121), ya que muestra tanto invaginaciones como expansiones. Las primeras son pequeñas depresiones de contorno irregular y con un contenido semifibrilar que, en ocasiones, parece estar interiorizado (Fot. 119). En cuanto a las expansiones, que son, con mucho, el dato más prominente, suelen arrancar del cuerpo como gruesos tallos (Fots. 113, 119 y 121) que pronto se resuelven en multitud de pequeñas ramitas, casi filopódicas, muchas de las cuales albergan en su interior una o dos mitocondrias (Fot. 122). Estas pequeñas expansiones se anastomosan repetidas veces y se interdigitan con las

de células vecinas (Fots. 121 y 122), delimitando un fino enrejado en cuyo interior existen finos haces fibrilares (Fot. 122) cuyas características serán descritas más abajo. Este entramado de expansiones, que además de fibrillas alberga espacios rellenos de material no figurado, se extiende abrazando los vasos de esta zona (Fot. 121), pero sin tomar contacto con su pared, ya que entre ambos elementos existe siempre un halo acelular ocupado por fibrillas y por un material anhisto de baja densidad electrónica. Por lo demás, estas células, bien a través del cuerpo o de sus expansiones, presentan relaciones de vecindad con las células del surco externo de las que, sin embargo, están separadas siempre por la lámina basal de aquella (Fot. 119); por el contrario, sus relaciones con las células superficiales son escasas, ya que entre unas y otras siempre existe una ancha banda fibrilar (Fot. 121).

Un comportamiento distinto es el que las células del corion muestran en las áreas de contacto entre este tejido y la estria vascular. A este nivel, y sin perder lo esencial de sus características citológicas, las células del corion adquieren un contorno no tan abigarrado (Fot. 121), de suerte que las interdigitaciones, aunque presentes, son menos complejas, ya que las expansiones celulares son mucho más romas que las antes descritas. Además, el componente fibrilar intercelular es, a este nivel, más definido (Fot. 121), apreciándose la existencia de tractos que tienden a siluetear la célula, cuyo contorno es ahora más fácilmente identificable.

Por otro lado estos haces fibrilares aparecen interpuestos también entre las células del corion y las de la estria vascular, formando a modo de una barrera de separación (Fot. 134). Esta barrera, en cuyo interior no es posible discernir con claridad la membrana basal, está interrumpida por múltiples áreas de contacto entre las células propias del corion y las profundas de la estria (Fot. 134), existiendo a este nivel dispositivos de unión semejantes a los de la estria vascular, que serán comentados en el lugar que corresponda.

En conjunto, las células del corion próximo a la estria vascular son, en realidad, elementos de morfología intermedia entre la célula asteriforme descrita al principio y las existentes en los planos más profundos de este tejido coriónico. En estos lugares puede observarse que las células han perdido gran parte de sus expansiones, decreciendo su dotación mitocondrial e incrementándose en cambio de forma notable los contactos intercelulares (Fot. 123). Aunque estos contactos existen también en las células coriónicas más superficiales, nunca llegan a alcanzar el desarrollo que a este nivel, donde se aprecia la íntima posición celular, ocasionalmente interrumpida por dispositivos yuncionales concretos (Fot. 123, detalle). Estos consisten en áreas donde las membranas se separan y aparecen reforzadas, a uno y otro lado, por masas osmiófilas de aspecto granular que se pierden luego en el citoplasma. El espacio intercelular puede mostrar, a este nivel, un pequeño incremento en la densidad electrónica.

Por lo demás, la configuración del espacio extracelular es también diferente, ya que es más sencilla, apareciendo ocupado por un material flocular, bien adherido a la superficie celular (Fot. 123) o bien flotando libremente, pero, en todo caso siempre asociado a estructuras fibrilares.

Estas fibrillas, que quizá sean el dato más específico del corion, son, en las zonas profundas, mucho más prominentes que en las superficiales, donde se encuentran un tanto enmascaradas por las expansiones celulares. En planos profundos, sin embargo, o bien aparecen asociadas con el material flocular antes mencionado (en cuyo caso son más tenues y flexuosas, Fot. 123) o bien se disponen en gruesos fascículos que atraviesan por entre las células, muchas veces en íntima relación con el cuerpo celular (Fot. 124) o con sus expansiones (Fots. 126 y 127). No es infrecuente observar como de estos haces se desgajan fibrillas individuales (Fot. 127) que modelan a modo de un retículo en la sustancia fundamental, ni tampoco encontrar la confluencia de varios haces para formar un tronco mayor (Fot. 126). Por otra parte, el análisis pormenorizado de estas estructuras fibrilares revela datos sorprendentes. En primer lugar, se trata de formaciones rectas y rectilíneas de 7-8 nm. de diámetro, que sólo cuando están embebidas en el material flocular antes mencionado son ligeramente tortuosas. Las imágenes de alta resolución (Fot. 126, detalle) parecen sugerir que se trata más de tubos huecos que de fibras macizas, por cuanto que en algunos casos aparecen dos líneas periféricas más densas alrededor de una

zona axial más clara, una imagen generalmente aceptada como debida al caracter tubular de una formación. Por otro lado, las imágenes obtenidas sin sobrefocalizar, como la Fot. 126 (detalle), no muestran ningún tipo de estructura repetitiva en su interior, así como tampoco conexiones laterales entre las mismas. En conjunto, por tanto, parece tratarse de formaciones huecas no anastomosadas y dispuestas formando un retículo rectilíneo tridimensional sin patrón electromicroscópicamente fijo.

Por último, y antes de concluir la descripción del corion, sólo nos queda por pasar revista a la sustancia fundamental y a los vasos. Acerca de la primera, pocos son los datos que puede ofrecer la microscopía electrónica, ya que posiblemente se encuentre gravemente alterada, si no totalmente extraída, por la técnica de preparación.

En cuanto al componente vascular, los datos son distintos según la zona que se estudie. Vaya por delante el caracter hemático de las estructuras vasculares encontradas, ya que, pese a haberse buscado específicamente, no se ha encontrado ningún vaso linfático a este nivel. La estructura de la pared vascular es la generalmente admitida para los capilares verdaderos, a saber, células endoteliales rodeadas por una lámina basal continua por fuera de la cual pueden encontrarse pericitos (Fot. 121). Dos hechos, sin embargo, destacan notablemente, tales como la elevada densidad del endotelio (Fots. 113 y 121) y la escasez de vesículas de micropi

nocitosis, que están tan pobremente representadas como en los vasos del sistema nervioso central. Un hecho curioso, y quizá no tan anecdótico como pueda parecer a simple vista, es que los capilares nunca aparecen colapsados (Fots. 112, 113, 121 y 124) pese a estar constituidos solamente por endotelio y a que el material no se ha fijado por perfusión sistémica, como lo prueba la existencia de hematíes intravasculares (Fots. 113, 121 y 124).

En cuanto a las relaciones que contraen las células del corion con los vasos, son diferentes para el capilar existente en el promontorio (vas prominens) que para los vasos más profundos. En aquel caso (Fots. 112, 113 y 121), ya se estableció la existencia de un halo prácticamente acelular alrededor del vaso, en tanto que en los niveles más bajos (Fot. 124) existe una más íntima relación, de suerte que las células coriónicas forman, mediante sus expansiones, a modo de manguitos alrededor de la basal, e incluso pueden detectarse infinidad de pequeñas diferenciaciones densas en estas zonas de aposición (Fot. 124) cuya morfología es idéntica a la anteriormente ilustrada para la generalidad de los contactos de estas células (Fot. 123, detalle). Estas estrechas relaciones con los vasos, así como las variaciones anteriormente descritas, se encuentran sintetizadas gráficamente en la Fig. 8.

162

ESTRIA VASCULAR

Continuando el contorno de la escala media y después de la prominencia espiral, existe un dispositivo cuneiforme que se extiende (Frontis) hasta la inserción lateral de la membrana de Reissner, estructura que, como sabemos, constituye la barrera con la rampa vestibular. Todo este sector está ocupado por una formación muy compleja de células e intersticio que conocemos como estria vascular y que se apoya sobre una franja semilunar de corion externo que la separa del caracol óseo.

Con el fin de sistematizar la complicada morfología de la estria vascular hemos creído conveniente dividirla en dos capas, superficial y profunda, que poseen en su composición tres variedades de células que denominaremos tipo I (célula oscura superficial), tipo II (célula clara superficial) y tipo III (célula clara profunda). La capa superfi-

cial está constituida, a partes iguales, por células de tipo I y II, y la profunda, en contacto con el tejido del corion externo, exclusivamente por células de tipo III. A continuación describiremos los caracteres propios de cada célula, en tanto que la estratigrafía la trataremos de forma más extensa al final de este capítulo.

Las células tipo I, o células oscuras superficiales, se sitúan en contacto con el espacio endolinfático (Fot. 128) y deben su nombre al hecho de poseer un cuerpo celular con prolongaciones, cuya matriz citoplásmica y mitocondrias dan un denso aspecto a la célula y la hacen resaltar de todas las demás (Fots. 128, 129 y 130). Como ya hemos mencionado, esta célula posee un cuerpo celular en disposición superficial que alberga un núcleo alargado y de cromatina densa (Fots. 128 y 130). De este soma superficial parten una multitud de finas ramificaciones (Fot. 128), que se suelen originar de amplia base y que muestran un curso serpenteante, adaptándose íntimamente entre sí y a las prolongaciones similares que posee la célula de tipo II (Fots. 128, 129, 130 y 131). El estudio detallado de estas prolongaciones pone en evidencia un detalle muy peculiar, como es el de poseer enormes mitocondrias cuyo tamaño implica engrosamientos continuos que dan un contorno arrosariado a estas estructuras (Fot. 129).

Las células de tipo II poseen un cuerpo celular redondeado u oval, de baja densidad electrónica pero con mitocondrias, retículo rugoso, polirribosomas, etc. (Fots. 128 y

130). Estos elementos se disponen en torno a un núcleo, a veces redondeado (Fot. 130) y a veces escotado (Fot. 128), y cuya cromatina se agrupa habitualmente junto a la membrana nuclear. Del cuerpo celular parten prolongaciones de densidad electrónica similar al citoplasma (Fig. 128), que se interdigitan con las ya descritas de la célula de tipo I, y establecen con ellas un estrecho entramado, donde el espacio intercelular es difícilmente visible (Fot. 129). El contorno de las prolongaciones de las células claras se ve también influenciado por la existencia de las grandes mitocondrias de las expansiones de las células tipo I, cuyos relieves inducen arrosamientos complementarios en los elementos que nos ocupan (Fot. 129). Otros detalles, como la existencia de un aparato de Golgi bien desarrollado (Fot. 128) o de repliegues de membrana finos, como vesículas de micropinocitosis, no son tan marcados, pero si merece la pena referirlos. Por el contrario, un dato llamativo es la existencia de haces citoplásmicos importantes de microtúbulos (Fot. 130).

La observación en conjunto de esta capa superficial ofrece, por tanto, el aspecto de un laberinto de interdigitaciones perfectamente adaptadas entre si, conformando un mosaico de elementos claros y oscuros alternantes que contactan, siguiendo un límite irregular (Fot. 131), con la capa profunda.

Las células tipo III están situadas en el estrato más profundo de la estria y por tanto en contacto con el corion externo; son corpúsculos que, al igual que los anteriores,

presentan un soma irregular provisto de múltiples prolongaciones largas y tortuosas (Fots. 131 y 132). Los cuerpos celulares, muchas veces reducidos a una fina banda de citoplasma perinuclear, suelen situarse de forma caprichosa a lo largo de la capa aunque muestran tendencia, en ocasiones, a disponerse en relación con los vasos profundos de la estria (Fot. 131). El núcleo celular suele ser redondeado u oval, mostrando una fina cromatina dispuesta en grumos y de distribución irregular (Fots. 131 y 132). El número de organelas suele ser bajo, tanto en el cuerpo como en las prolongaciones, contando esta célula con algunas pequeñas mitocondrias y cantidad discreta de cisternas de retículo (Fot. 132).

Las prolongaciones celulares siguen, normalmente, un trayecto rectilíneo corto, y se interdigitan con las de células próximas (Fots. 131 y 132), manteniéndose unidas por medio de abundantísima cantidad de dispositivos de anclaje (Fots. 131, 132 y 134) formados por cortos espesamientos simétricos de las hojas internas de las membranas (Fot. 132, detalle). Por otra parte, es frecuente observar como en el eje de las prolongaciones se encuentran filamentos cortos y entrecruzados sin patrón peculiar alguno (Fig. 132). Cuando un vaso se sitúa en esta capa, las células de tipo III envían una o varias prolongaciones que le abrazan en toda su superficie, manteniendo con él íntimo contacto (Fots. 131 y 133); este fenómeno no es, por otra parte, exclusivo de estas células, ya que también las de tipo I y de tipo II rodean los vasos superficiales de la estria. Esta relación, sin

embargo, parece ser de estricta aposición, ya que en ningún caso hemos encontrado diferenciaciones de membrana en estos lugares.

La relación de esta capa con el corion externo subyacente muestra características especiales, ya que, en este punto, las células más profundas presentan una morfología aplanaada o fusiforme (Fot. 134), con prolongaciones opositopolares que contactan con las de las células adyacentes determinando de este modo una banda celular de aislamiento que presenta las mismas características citológicas que las restantes células tipo III (Fot. 134). Inmediatamente por debajo de estas células reside, sin interposición de membrana basal alguna, el corion externo, existiendo una banda fibrilar que lo separa parcialmente de la estria vascular (Fot. 134). Esta banda, sin embargo, está interrumpida en multitud de lugares tanto por expansiones de las células tipo III que se hunden en el corion (Fot. 134, flecha) como por expansiones de las células coriónicas que contactan con las células tipo III (Fot. 134).

Los vasos de la estria vascular, que se encuentran empaquetados siempre por la capa correspondiente, pueden situarse a cualquier nivel (Fot. 131, 133 y 134), si bien se encuentran con mayor frecuencia en la capa profunda, donde presentan un endotelio de gran densidad electrónica con escasas vesículas de contenido denso y claro, así como cisternas de retículo endoplásmico y mitocondrias (Fot. 133).

En resumen la estria vascular es un conjunto de difícil estratificación, dadas las grandes interrelaciones de sus tres variedades de células y los irregulares límites de una capa con la subyacente. De todos modos, el criterio que se ha seguido para establecer solamente dos capas de células y no tres, como la mayoría de los autores, deriva de un enfoque puramente morfológico del problema, puesto que las células aquí descritas como de tipo I y II, constituyen a causa de su interdigitación un único nivel celular aunque sus núcleos, pueden situarse en dos niveles, fenómeno que, por otra parte no es siempre constante.

Finalmente tenemos que resaltar la carencia absoluta de pigmentación de las estrias vasculares estudiadas por nosotros, que deriva de la utilización de animales monocigóticos albinos.

107

MEMBRANA BASILAR

La membrana basilar es una estructura laminar tensa, que se inserta difusamente sobre la base del limbo espiral, y en la región externa, sobre el tejido que tapiza el caracol óseo (Fot. 135).

La observación ultraestructural de esta membrana permite evidenciar una precisa estratificación en capas, que, lejos de ser uniforme, presenta importantes variaciones a dos niveles, en las proximidades del surco espiral interno y en su zona media. Estas variaciones, en aras de la claridad expositiva, serán comentadas después de establecer el patrón elemental, cuya expresión más evidente se alcanza en la zona subyacente al tunel de Corti.

La primera capa, numerándolas en sentido descendente (desde la rampa media a la timpánica) en esta última zona es tá representada por una lámina basal (Fots. 53 y 67), de un

grosor relativamente constante (15-16 nm.) y que se ha referido al comentar los distintos elementos celulares existentes en la escala media. De hecho, esta lámina basal se extiende ininterrumpidamente por todo el contorno de la misma, ya que se la puede seguir de forma continua desde el punto de implantación límbica de la cara endolinfática de la membrana de Reissner, hasta retornar a este mismo lugar después de siluetear las células interdenciales y las bases de las células del surco interno, marginales, Deiters internas, pilares, falángicas externas, Hensen, Claudius, células del surco externo, prominencia espiral externa, y elementos de la cara endolinfática de la membrana de Reissner. Esta basal, a lo largo de todo este largo trayecto, es clara y neta, con la única excepción de la estria vascular donde no la hemos podido identificar de forma clara; en cualquier caso, es el único elemento que permite una delimitación clara de la rampa media, si bien sobre este punto volveremos a insistir más adelante a la hora de discutir los hallazgos.

Retornando a la basilar, la capa inmediatamente subyacente a la membrana basal se conforma por una banda de fibrillas (Fots. 53 y 66) de 1'44 micras de espesor aproximado constituida por elementos filares de 7-8 nm. de diámetro, que discurren muy próximos entre sí (Fot. 137). Las secciones transversales de la capa muestran que la composición íntima de estos elementos es a base de una pared de gran densidad que presenta en su centro un espacio claro (Fot. 137, detalle). El empaquetamiento de las fibras, así como

su trayectoria, no es totalmente geométrico, dado que existen zonas no fibrilares dentro de la capa que presentan contorno y distribución irregular (Fot. 137).

Ocupando el espacio entre la capa fibrilar, y la celular se encuentra un material anhisto (Fots. 53,66 y 138) en el que reside, siempre a la altura de la unión basal de los pilares, un capilar verdadero (Fots. 53 y 66) que, dicho sea ahora, es la única estructura vascular en todo el segmento flotante del caracol membranoso.

La porción más inferior de la membrana basilar está constituida por una apretada formación de células ampliamente interdigitadas y que suelen tener aspecto fusiforme o estrellado, con tendencia a conformar una empalizada (Fots. 66,136 y 138). Son células de núcleo grande (Fot. 138) y citoplasma distribuido casi en su totalidad por las prolongaciones (Fot. 66), que se acoplan intimamente delimitando finas y tortuosas hendiduras (Fots. 136 y 138). El citoplasma de estas células suele presentar alguna cisterna de retículo endoplásmico, así como pequeñas mitocondrias redondeadas dispuestas de forma dispersa (Fot. 138).

La arquitectura mencionada es común a todo el trayecto de la basilar, si bien presenta una modificación sumamente transcendente en las proximidades de su nacimiento, debido a la penetración de las fibras nerviosas en el receptor auditivo. Esta formación, conocida como habénula perforata, es enormemente compleja desde un punto de vista morfológico y por lo mismo, la describiremos con algún detenimiento.

Su emplazamiento exacto es en el área de las células marginales, medial respecto a las células ciliadas internas y lateral respecto al surco espiral interno. La arquitectura de la basilar a este nivel sufre una pequeña modificación respecto a la hasta ahora descrita, ya que la capa media, filamentosa, se abre en abanico para implantarse en el limbo, apareciendo los haces de fibrillas dispuestos entre la sustancia fundamental electrolúcida del corion límbico (Fots. 34 y 66); a su vez, la capa inferior, celular, de dicha membrana basilar se refleja para continuarse con el resto del revestimiento timpánico. En esta zona, más ensanchada de la basilar es donde aparecen las fibras mielínicas (Fot. 34), que se encaminan hacia arriba y afuera, alcanzando los estratos superiores de la basilar. Recordemos que, a este nivel, se encuentra la membrana basal, sobre la que asientan los pedículos de implantación de las marginales y las extensiones laterales de las mismas (Fig. 6). Estos pedículos y los cuerpos celulares delimitan entre ellos amplios espacios (Fot. 34), donde se va a alojar el plexo espiral interno, lugar de alta transcendencia por su posible significado sinaptológico, como ya se indicó anteriormente.

El análisis de secciones longitudinales a los orificios de entrada de las fibras nerviosas (Fot. 139) demuestra que estos están modelados precisamente por las extensiones laterales de los pedículos de las marginales (posiblemente también por los de la célula de Deiters interna), que se inclinan y se adentran, durante un breve recorrido, por el es-

pesor de la basilar, adquiriendo simultáneamente mayor densidad electrónica (Fots. 139, 140, 141 y 142). Una vez que estas colaterales incurvadas de las células marginales han sobrepasado el nivel de implantación general de la célula, marcado por la basal, se ramifican profusamente en multitud de delicadas expansiones, altamente osmiofilas y que se anastomosan repetidamente entre si, produciendo una imagen reticulada muy característica (Fots. 139, 141 y 142), que se dispone a modo de celosía cubriendo el orificio dejado a nivel de las bases celulares. En el curso de esta ramificación las expansiones de las marginales van siempre acompañadas de la membrana basal, que se pliega, se refleja y se anastomosa tantas veces como las propias expansiones, separando a estas en todo momento del material de la basilar (Fot. 141).

En cuanto al comportamiento de las fibras nerviosas, es sumamente acorde con lo hasta aquí descrito. Los gruesos troncos mielínicos terminan abruptamente en el plano inmediatamente subyacente a las celosías mencionadas, posiblemente a nivel de una última estrangulación de Ranvier, si bien nuestras imágenes no son concluyentes en este sentido. Lo cierto es que se puede evidenciar claramente como los axones pierden su mielina (Fots. 139 y 142) y dan lugar a infinidad de ramas pequeñas que, ya amielínicas, se introducen entre la malla de expansiones de las marginales (Fots. 139, 141 y 142), discurriendo entre ellas hasta alcanzar las soluciones de continuidad, y cruzando las mismas acompañadas de las expansiones de las células marginales (Fots. 139 y 140). Una

vez dentro de la escala media, los axones pierden este revestimiento en un lugar que no hemos podido determinar, pero que pensamos está emplazado entre la habénula y el plexo interno. Este hecho, así como la disposición general de la habénula perforata, están esquemáticamente representados en la Fig. 9.

Un dato prominente en el examen de la habénula, es la frecuente desproporción entre el tamaño de las soluciones de continuidad y el diámetro de las estructuras que las atraviesan, que lo hacen siempre de forma holgada, sin ningún tipo de diafragma que constriña el paso de las fibras (Fots. 139, y 140). Por lo demás, es también llamativa la enorme cantidad de colaterales axónicas que emergen de cada fibra mielínica, así como el pequeño diámetro de las mismas, mucho menor que el de la generalidad de las fibras del plexo espiral interno y, desde luego, mucho más simples estructuralmente hablando, siendo la única diferenciación notable, cuando existe, un minúsculo haz de neurotúbulos (Fot. 140) y alguna pequeña mitocondria. En cualquier caso, estas aparentes discordancias, que pueden ser asiento de importantes fenómenos funcionales, serán objeto de discusión pormenorizada en la sección correspondiente.

Siguiendo la membrana en sentido externo, encontramos una vez rebasado el tunel de Corti, un detalle morfológico de gran relevancia, como es el hallazgo de la capa fibrilar desdoblada en dos láminas de fibrillas que se disponen una en relación inmediata con la membrana basal y la otra en el

seno de la sustancia amorfa (Fot. 143). Esta separación, que se viene a realizar a nivel de la zona donde se apoya la primera fila de células de Deiters, tiene muy breve existencia, ya que en la región del surco externo volvemos a encontrar una única capa fibrilar.

El límite externo de la membrana basilar es una base firme de implantación, ya que a este nivel las capas fibrilar y homogénea se abren, entremezclandose, para insertarse, mediante un límite difuso, sobre las estructuras de la pared externa (Fot. 144). Esta zona, que es conocida como ligamento espiral externo, es portadora de relaciones muy especiales, como se mencionó al hablar de la región externa.

En realidad, el ligamento espiral puede establecerse que comienza en las áreas subyacentes a las células de Hensen y Claudius. A este nivel, el aspecto general de la basilar sufre marcadas modificaciones (Fot. 115 a y b), ya que los haces fibrilares mencionados se abren y difuminan en el seno de una sustancia fundamental electrolúcida, conformando una imagen en todo superponible a la de la inserción proximal (Fot. 66). Esta zona inicial del ligamento espiral es poco celular (Fot. 144) y muy breve, ya que pronto comienzan a aparecer las células propias del ligamento, los vasos y las frecuentes formaciones asociadas que penetran en el mismo desde las zonas inferiores de la pared externa, elementos todos ellos que parecen estar empotrados en un material homogéneo y electrolúcido.

Las células del ligamento muestran un núcleo oval, re dondeado o alargado (Fot. 144), siempre muy denso y en ocasiones con un contorno fuertemente irregular (Fot. 146). El citoplasma es escaso, igualmente muy denso (Fots. 144 y 146) y con escasas organelas, aunque quizá el carácter más llamativo del mismo sea su contorno, que presenta grandes irregularidades, como labradas con sacabocados (Fot. 146), de las que parten expansiones finas y filiformes que se encaminan a contactar con las de células vecinas, formando a modo de una malla relativamente abierta (Fots. 144 y 146). El interior de esta malla puede aparecer electrónicamente vacío, pe ro, en otros casos, sobre todo en las zonas inferiores y laterales, aparece parcialmente ocupado por grandes masas de material anhisto, de elevada densidad (Fot. 146) que se adaptan íntimamente al contorno celular (Fots. 146 y 148). En estas masas puede observarse la confluencia (Fot. 149) de las estructuras fibrilares que penetran en el ligamento desde el corion externo y desde la basilar, y que parecen finalizar en el interior de las mismas. El análisis detenido de este fenómeno (Fot. 148) no muestra ningún tipo de anclaje especial, ya que los filamentos se difuminan insensiblemente en estas estructuras anhistas.

En cuanto a los elementos ~~haló~~genos del ligamento, como ya se ha referido, están representados por las papilas de las células del surco espiral externo (Fots. 117 y 145) y por las expansiones de las células del corion externo, que se pueden detectar con toda claridad en las zonas apicales

del ligamento espiral (Fot. 149). El comportamiento de ambos elementos ya se ha comentado, por lo que no será expuesto de nuevo. Sin embargo, quisieramos destacar, una vez más, la estrecha asociación de las células del corion con los vasos de la zona apical del ligamento espiral externo (Fot. 144), que están arropados por expansiones emitidas por estos elementos.

Por lo demás, estos vasos (Fot. 150) muestran unas características estrechamente superponibles a los del corion externo, por cuanto que son capilares verdaderos de endotelio denso, con escasa pinocitosis y también con una gran resistencia al colapso. En muchos casos, la pared vascular está en íntima aposición con un recio fascículo fibrilar que la abraza total o parcialmente (Fot. 150), sin interposición de elementos pericitarios entre las fibras y la basal del endotelio. En otros casos, sin embargo, los vasos están revestidos por fuera por las células de Rouget, y por láminas citoplasmáticas de las células propias del surco, que a este nivel se encuentran enlazadas por uniones rectilíneas largas (Fot. 147) en las que se observa, en imágenes adecuadas, una interlínea densa, continua y homogénea de unos 1'5-2 nm. de espesor.

Repetidamente se ha hecho alusión a la existencia de estructuras fibrilares en el ligamento, cuya descripción detallada no se hará aquí en detalle por ser idénticas a las de la membrana basilar y corion externo. Sin embargo, no quisieramos terminar esta exposición sin hacer constar explícitamente el hecho de que el límite superior de esta

estructura, la zona de contacto con el corion externo, no es en absoluto definida, existiendo una transición imperceptible en la que el mejor caracter diferencial es el incremento del espacio extracelular del ligamento espiral, con respecto al existente en el corion. Este punto, así como las relaciones generales de esta, la zona lateral de la rampa media, estan esquematizados, para una mejor comprensión, en la Fig. 10.

180

DISCUSSION

=====

Es un hecho evidente que el tratamiento de un capítulo con el contenido que debe tener la discusión de los hallazgos puede y debe ser tratado mediante una metodología basada, según nuestro criterio, en un enfoque más funcionalista, y por tanto más flexible, que la exposición de los resultados. En éste sentido, parece evidente que estructuras topográficamente próximas pueden tener unas propiedades, o mejor aún, un significado, totalmente diferente (células sensoriales y de células de Deiters), y, por el contrario, pueden existir otras alejadas espacialmente pero con una interrelación funcional evidente (respecto de la permeabilidad, las membranas de Reissner y basilar). Así pues, basados en este criterio, aunque sin abandonar totalmente una sistemática topográfica, comenzaremos la exposición, como lo hicimos en el capítulo anterior, por la membrana de Reissner, para continuar contorneando la membrana basal hasta

la estria vascular, donde este elemento suponemos que desaparece. De esta forma nos ocuparemos, correlativamente, de los elementos de anclaje (Iurato, 1962) de la papila auditiva de Kolliker, es decir, del corion interno y limbo, de la membrana basilar, ligamento espiral y corion externo, para terminar cerrando la escala media con la estria vascular. A continuación pasaremos a la porción noble, dispuesta sobre la membrana basal, estableciendo una descripción también basada en la función de las diversas estructuras. Así, comenzaremos hablando de la membrana tectoria, para proseguir con las células sensoriales y terminar con las de sostén y células de los surcos externo e interno. La delimitación por la membrana basal de las estructuras citadas viene esquematizada en la Fig. 9.

483

MEMBRANA DE REISSNER

La membrana de Reissner, es una de las estructuras histológicas en las que la situación topográfica tiene un valor funcional superior a las de las demas partes del oído interno. Al hablar de esta estructura, delicada bicapa celular que compartimentaliza el ductus coclearis, tenemos que valorar las posibles funciones que pudiera poseer en el contexto general del órgano de Corti. Es evidente, por su manifiesta fragilidad, que atribuirle una función mecánica de soporte es ilógico; pensar que pueda tener una función trófica, sobre estructuras vecinas, es absurdo, ya que no se relaciona, sino de forma puntual, con los tejidos de la escala media. Pensar, finalmente, que pueda tener una intervención directa en la producción del impulso nervioso queda fuera de toda teoría conocida sobre la fisiología de la audición. Bekesy (1960) establece el potencial endococlear (resultado de la medición en las escalas media y vestibular), con el órgano de Corti en estado de reposo, demostrandose que su valor es de $+ 80 \text{ m.V.}$, lo que para este autor supone un firme argumento en favor de la

permeabilidad selectiva de las membranas endococleares, en especial de la de Reissner.

Así pues, descartadas las posibles funciones antes mencionadas, y considerando que la membrana de Reissner es la única barrera anatómica que separa los espacios entre los que Bekesy encontrara la diferencia de potencial antes mencionada, tenemos que pensar en esta estructura como elemento implicado, luego veremos si activa o pasivamente, en el mantenimiento de estos valores, o, lo que es lo mismo, de esa diferente composición iónica.

La entidad iónica de los dos principales componentes líquidos endococleares, perilinfa y endolinfa, ha sido comprobada directamente por medio de diversas técnicas físico-químicas de conocida precisión (fotometría de llama, titrimetría, colorimetría de absorción, espectrofotometría, etc.) por diversos autores (Rauch, (1964, 1970); Silverstein y Schuknecht, (1966). De los estudios analíticos de estos autores sabemos que la endolinfa es un líquido bien diferente de la perilinfa en cuanto a su composición iónica. Ya Smith, Lowry y Wu (1954) remarcan, sobre otras peculiaridades, la elevada concentración de potasio en la endolinfa (140-160 mEq/l), que resulta similar a la del espacio intracelular. La perilinfa, en cambio, muestra una baja cantidad de iones potasio (12-16 mEq/l) y elevada de sodio, como corresponde a un fluido extracelular. En cualquier caso, esta diferente concentración de iones explica, desde otro punto de vista, la diferencia de potencial halla-

da entre las rampas media y vestibular por Bekesy (1960).

A la vista de estos hechos no creemos tributaria de mas comentarios la importancia que poseen los compartimentos iónicos en el ductus coclearis, ya que parece evidente que los potenciales generados sobre las células ciliadas van a estar, lógicamente, condicionados no sólo por una permeabilidad local de la membrana en el momento de la despolarización, sino además por los potenciales de reposo proporcionados por los líquidos endococleares, que por otra parte y como quedó dicho, son de composición inusual en el organismo. Este hecho se desprende de las determinaciones analíticas de cationes, aniones, proteínas, lípidos e hidratos de carbono realizadas por Rauch (1970).

Muchos, y de toda índole, son los estudios realizados en los últimos años que le conceden a la membrana de Reissner un papel preponderante en el metabolismo iónico del ductus coclearis. Lawrence (1960, 1964) encuentra que la ruptura de la membrana de Reissner y el contacto directo subsiguiente de la peri y endolinfa, provoca un estado tóxico del órgano de Corti. Igualmente Vosteen (1961) e Ilberg y Vosteen (1960) apoyan la condición de membrana no permeable a sustancias, como el torio, de 40 Å de partícula, a las que encuentran interceptadas dentro de la hendidura intercelular, marcándose un "stop" justamente en la zona de las células endolinfáticas de la membrana de Reissner. Por otra parte, los estudios de Chou (1963), demuestran la existencia de un importante consumo de oxígeno a nivel de

la membrana de Reissner, y los de Plester (1960) afirman la incorporación activa de leucina, aplicando la depurada técnica autorradiográfica. Por otra parte, Mnich (1971) confirma una vez más el paso de sustancias inorgánicas de pequeño tamaño, según un ritmo que en ningún modo se puede considerar pasivo, con arreglo a los datos de éste autor y los de otros, como Krochmalska (1966), quien afirma, por la aplicación de ortofosfato bisódico, que el paso de esta sustancia es similar a como se realiza en los endotelios vasculares.

Los trabajos de Prazma (1969 A y B) plantean la posibilidad cierta de la existencia, a través de la membrana de Reissner, de un doble mecanismo de transporte iónico, activo y pasivo. Este autor introduce en el espacio endolinfático diferentes medios a diferentes concentraciones iónicas, y realiza un estudio del potencial endococlear sobre las diferentes estructuras de la escala media bloqueando químicamente dispositivos de membrana por medio del 2-4 di-nitrofenol. En otras ocasiones no aplica ningún tipo de aditivo, perfundiendo a su vez la escala media con una endolinfa artificial. La conclusión más importante es la posibilidad de un transporte pasivo de iones, a favor de gradiente, además del transporte activo ya clásicamente demostrado. Ambos dos influirían en la composición final de la endolinfa y, por supuesto, en el potencial endococlear. Estos datos los analizaremos con mayor amplitud más adelante, al comentar las características de las uniones en la membrana

de Reissner.

En cualquier caso, se plantea, a la vista de estos y otros muchos estudios funcionales, una descripción pormenorizada del sustrato morfológico sobre el que creemos debe apoyarse toda la funcionalidad de la estructura. Según nuestro criterio, la membrana de Reissner tiene atributos morfológicos de estructura metabólicamente activa. Este hecho sin embargo, debe ser matizado según nos refiramos a su cara endo o perilinfática. La cara perilinfática, también denominada por su origen y aspecto, mesotelial, en lo que a la permeabilidad respecta, ofrece muy poca relevancia (Fot. 1). Se trata de una capa de células que, como quedó dicho, no sólo no presenta, como veremos más adelante, uniones de membrana de las que en el momento actual se consideran ocluyentes del espacio extracelular, sino que, además, muestra a la observación minuciosa amplias soluciones de continuidad que permiten, sobradamente, un contacto directo del intersticio de la membrana de Reissner con la perilinfa (Fot. 1). Por otra parte, el análisis de su citoplasma, así como de su membrana, revela en ambos casos escasas organelas y ausencia de diferenciaciones del tipo microvellosidades, contrastando, de este modo, con el tapiz endolinfático. Así pues, en conjunto, esta capa celular no parece poseer ningún tipo de cualidad morfológica de las que se atribuyen a las células en actividad, presentando para nosotros un simple papel de recubrimiento, como lo demuestra, por otra parte, la extrema delgadez del

citoplasma no próximo al núcleo

Muy diferente situación queda planteada cuando analizamos las peculiaridades morfológicas de las membranas plasmáticas de la cara endolinfática de esta estructura, en las que no solo no es posible observar solución de continuidad alguna, y donde además es constante el hallazgo de complejos de unión en las caras laterales de las células. En base a estos hechos, y aún antes de tipificar morfológicamente las uniones, ya podemos afirmar, por exclusión, y a la vista de los datos analíticos (Rauch, 1970) y electrofisiológicos (Bekesy, 1960) antes mencionados, que la lámina celular endolinfática, es de las dos, la implicada en el aislamiento iónico.

El estudio morfológico de las uniones de membrana de la cara endolinfática, las características del citoplasma celular, así como el estudio de las hendiduras intercelulares y de la membrana basal, pueden en nuestra opinión aportar el sustentó morfológico para el mantenimiento de los niveles iónicos de la endolinfa, y, por ende, del potencial endococlear de Bekesy.

Ya expusimos en el capítulo anterior la morfología de los dispositivos de unión entre estas células, haciendo especial hincapié en la existencia de oclusiones completas de la interlínea por fusiones puntiformes de las membranas opuestas, en número aproximado de 6 por complejo. Evidentemente, el dispositivo así descrito corresponde con lo que Farquhar y Palade (1965) tipificaron como uniones ocluyen-

tes del espacio extracelular. Esta denominación tiene unas implicaciones funcionales que, tras la aparición de nuevas técnicas de estudio (criofractura, marcadores, etc.), deben ser revisadas conceptualmente en la actualidad. El estudio realizado sobre este tipo de contactos por Machen, Erlij y Wooding (1972), indica que los iones Lantano, no, son capaces de atravesar este tipo de complejos de unión. Staehelin (1974), en una completa revisión sobre el problema, encuentra que efectivamente este tipo de uniones ocluyen el espacio intercelular al paso de agua y de iones, demostrándolo al mantener dos soluciones de diferente tonicidad separadas mediante una preparación de vejiga de la orina de un anfibio. Sin embargo, y tras admitir el paso probable de iones y agua en cierto tipo de uniones, encuentra una curiosa relación entre la resistencia eléctrica de la barrera celular y la capacidad de sello de los contactos intercelulares. En este sentido, concluye que la vejiga de la orina de anfibio, aplicada en el modelo antes descrito, tiene 1000-2000 ohmios por cm^2 , mientras que en el epitelio del túbulo contorneado proximal del riñón de mamífero, donde la resistencia baja a 6 ohmios por cm^2 , ciertas sustancias, bajo ciertas condiciones pueden cruzar el complejo. Este último autor, por medio de la comparación de las uniones de tejidos con diversos grados de permeabilidad a los iones, postula que cuanto mayor es el número de puntos de fusión de las hojas externas de la membrana ("sealing strands") más alta es la capacidad de sello del complejo, señalando

como unión de alta capacidad oclusiva, aquella que posee al rededor de 8 contactos, de mediana la que cinco y con dos puntos las de bajo aislamiento. Asi pues, desconocida hasta el momento la resistencia de la membrana de Reissner, solo nos queda, para establecer con aproximación el grado de permeabilidad de la misma, la valoración morfológica de los complejos de unión. Estos contactos (Fot. 2, detalle), presentan alrededor de 6 puntos de unión, lo que según Staehe lin (1974), viene a suponer cierto grado de permeabilidad de los complejos ocluyentes, quizá relacionado con el componente de potencial endococlear originado por la difusión de potasio (Prazma, 1969 A y B). Con todo, como establece Prazma (1969 A y B), la posibilidad de un transporte pasivo, nunca de gran magnitud, armoniza con las mediciones del potencial endococlear y con los valores de concentración iónica de las mismas citados anteriormente.

De cualquier forma, y a pesar de que se admita un cierto componente pasivo de flujo iónico, creemos, con Ilberg (1960) y Johnsson (1971), que, en base a la citología de las células endolinfáticas de la membrana de Reissner, estas poseen sustrato morfológico, para suponerlas activas en el mantenimiento de la endolinfa. En este sentido veremos que estas células muestran abundancia de microvellosidades, vesículas de micropinocitosis y grandes vacuolas vacías cubiertas de membrana, que pueden encontrarse en ocasiones llenas de un contenido finamente flocular. (Fot. 4). Ilberg ya las observó en 1960, interpretandolas

como cuerpos multivesiculares, producto de la fusión de muchos elementos micropinocitóticos. En este aspecto, considerando los enunciados de De Robertis (1971), debemos interpretar la actividad micropinocitótica de la célula endolinfática no como un mecanismo sustitutivo del transporte activo en contra de gradiente, sino como un mecanismo complementario del mismo. La evidencia de la existencia de un transporte activo a través de la membrana, queda por otro lado, bien cimentado a la luz de los trabajos de Matschilsky y Thalmann (1970), sobre la evidencia citoquímica de actividad ATP-asa sodio-potasio dependiente. Estos hallazgos complementan singularmente la discusión final sobre permeabilidad de la escala media, punto en el cual desarrollaremos más extensamente éste y otros hechos con el fin de armonizar la permeabilidad de las diferentes estructuras que tapizan este compartimento.

Johnsson (1971), en uno de los muy escasos trabajos existentes sobre la específica ultraestructura de la membrana de Reissner, comenta la existencia de engrosamientos focales o proyecciones de las células epiteliales de la membrana de Reissner hacia el espacio endolinfático, basándose en los "Zotten" que describiera Rundiger en 1867, trabajando, al igual que el autor mencionado, en oídos humanos normales. Nosotros, junto con el propio Johnsson (1971) cuando estudia el oído del cobaya, no hemos encontrado ningún tipo de extrusión celular de la cara endolinfática de la membrana de Reissner.

Respecto a las células pigmentarias de la membrana de Reissner, que describiera Savin (1965) , al igual que Watanuki (1968), no las hemos podido encontrar, en nuestros animales (que eran homocigóticos y albinos), ni tenemos conocimiento de que hayan sido descritas en ninguna variedad de cobayas.

Johnsson (1971) describe la inserción sobre el limbo de la membrana de Reissner como con forma de "proyecciones digitiformes" o huecos hacia el modiolos. La descripción de esta zona de la membrana, por otra parte no ilustrada en el trabajo de este autor, presenta para nosotros, según quedó dicho, muy diferente aspecto. Es evidente que las células endolinfáticas, situadas un muy breve espacio sobre el limbo, no producen en su seno ninguna alteración de la forma externa, sino que, por el contrario, es la capa celular la que se refleja, adaptándose a su superficie (Fots. 8 A y B). La existencia de células robustas y con refuerzos basales en la zona de reflexión de la cara endolinfática contrasta, una vez más, con la morfología de la cara perilinfática, que por el contrario se deshilacha y se pierde hacia el modiolos, viniendo a ser sustituida inmediatamente por una lámina de células cúbicas o planas, que continúan el tapiz perilinfático de la zona vasculo-epitelial de Borghesan (Borghesan, 1950, 1957 ; v. i). Esta imagen morfológica apoya firmemente el hecho de que la fijación de la membrana corresponde totalmente a la capa epitelial o capa noble de esta estructura (Fot. 8,

A y B).

Otros detalles morfológicos encontrados, como son la presencia de gotas de grasa, incluso en la fase de expulsión del contenido a la rampa media, o el hallazgo de cilios de forma esporádica en la cara epitelial, se prestan a muy diferentes interpretaciones, en todo caso siempre personales, por ser datos que no hemos encontrado reseñados en la literatura. La grasa en la membrana de Reissner, así como la que describieramos en las células interdentes o en las de Hensen, representa una incógnita y quizás sea necesario un estudio dirigido exclusivamente en este sentido, para dilucidar su significado. En el caso exclusivo de la membrana de Reissner, donde existe un sistema vacuolar y cisternal muy profuso, se podría pensar en estas gotas como derivadas de un mecanismo de expulsión de lípidos de membranas lisadas, si bien, dada la escasa presencia de estos elementos es quizá más afortunado pensar que se trata de un hallazgo no característico de esta membrana sino general de cualquier variedad celular (Levi, 1941). De cualquier forma sí es destacable el hecho de haber observado la expulsión de estas gotas al espacio endolinfático (Fot.5) como justificación morfológica de los lípidos encontrados y escasamente estudiados en la composición de la endolinfa por Rauch (1964) y otros autores. Respecto a las estructuras ciliares encontradas, es muy probable que se trate de los elementos que Sorokin (1968) describiera en el pulmón, no asignándoles significación funcional alguna.

De acuerdo con Iurato y Taidelli (1967), la membrana de Reissner posee una lámina basal de unos 400 Å, así como sustancia fundamental, conformando la línea de separación a este nivel entre la capa perilinfática y el epitelio endolinfático. La nítida membrana basal de esta estructura, se refleja sobre el limbo espiral, con la capa celular perilinfática y sigue sirviendo de límite separando las células interdentes del eje límbico (Fot. 8 A y B); pero cuando la buscamos después de la inserción a la estria vascular no la encontramos a ningún nivel (Ludeña, 1979). Este hecho, aun no confirmado incontrovertiblemente dada la dificultad de estudio de la citada zona, será comentado más ampliamente al hablar de la región externa.

196

REVESTIMIENTO DEL LIMBO ESPIRAL INTERNO

En este apartado, se incluyen las estructuras delimitadas por la membrana basal o la endolinfa, que como sabemos son los complejos interdentes, las células del surco espiral interno y células mitradas.

Las células interdentes presentan, a la vista de su complicada morfología y de su peculiar disposición, una importancia suficiente como para considerarlas aparte de las restantes del órgano de Corti; sus relaciones con el limbo espiral y la membrana tectoria le confieren, aún más si cabe, una personalidad propia. Hasta el momento actual los datos que se pueden obtener de estas células, casi todos referidos en trabajos generales sobre el oído interno, tienden a considerarlas como simples células de recubrimiento. En este sentido, pueden consultarse las monografías de Engstrom (1955), Smith y Dempsey

(1957), Bairati y Iurato (1960), Iurato (1961), etc. Este último autor describe la existencia de gránulos de Palade, saliendo del polo apical de estas células hacia la membrana tectoria, absteniéndose por lo demás de formular ningún tipo de comentario ni hipótesis al respecto. En este plano de cosas, es habitual encontrar monografías modernas, por lo demás bastante completas, como la de Kimura (1975), que excluyen incomprensiblemente este importantísimo capítulo del oído interno. Está muy claro, por tanto, que estamos ante una variedad celular poco estudiada, y que creemos posee un importante papel en el fisiologismo del órgano de Corti, como veremos a continuación.

Los denominados complejos interdentes constituyen, de modo evidente, una barrera celular entre un tejido (eje del limbo) y la endolinfa de la escala media. Como se dijo al hablar de las relaciones de las células interdentes entre sí, estos elementos contactan por medio de la prolongación de la célula superficial extendida sobre el limbo modelando uniones con fusión de la hoja externa de las membranas de estas células (Fot. 15, detalle) y constituyendo una unión tipificable, según los criterios de Farquhar y Palade (1965), como unión ocluyente del espacio extracelular, siendo el significado biológico de las mismas equiparable al anteriormente comentado en la membrana de Reissner. En este sentido, es evidente que estas células separan la endolinfa del eje del limbo. Ahora bien...¿ en qué situación iónica se encuentra el eje del limbo?. La

porción más interna de esta estructura, zona vasculo-epitelial, presenta un tapiz celular, que como es lógico, al situarse más allá de la membrana de Reissner está bañado por perilinfa, por pertenecer a la escala vestibular. Ni en las ilustraciones de Ishiyama (1970), ni en las nuestras (Fots. 8 A y B), hemos podido observar ningún complejo de unión ocluyente entre las membranas de estas células. Considerando, pues, el hecho de que en planos profundos el intersticio de la zona vasculo-epitelial se continúa insensiblemente con el eje del limbo, es lícito pensar que no existe ninguna barrera morfológica para la libre difusión iónica de esta región. Por otra parte, los estudios electrofisiológicos realizados a nivel de las diferentes zonas del caracol (Bekesy, 1951; Davis, 1958; Tasaki et al., 1959; Rauch, 1970, etc.), midiendo las diferencias de potencial entre el limbo y la endolinfa dan registros de un elemento cuyo potencial coincide con el de un fluido de una composición iónica muy parecida a la perilinfa, al existir mínimas diferencias estables de potencial. Por otra parte, como es sabido, las células del revestimiento timpánico que constituyen el tapiz de la escala de igual nombre no representan ninguna barrera a los iones, como se demuestra en el trabajo de Angelborg y Engstrom (1974) y en nuestras propias ilustraciones (Fots. 136 y 138) por la observación con microscopía de barrido de la cara timpánica de la membrana basilar. De cualquier forma, estos hechos se comentarán extensamente en el capítulo sobre la membrana basilar.

En cualquier caso, parece evidente, que salvo que exista un mecanismo celular a este nivel único e inédito en la economía, y sin sustrato morfológico evidente, en el limbo y zonas próximas lo único que verdaderamente separa la endolinfa del medio intercelular del corion interno (de composición iónica probablemente semejante a la perilinfa, como acabamos de ver) son las células interdentes. Células, que por otra parte, adoptan una curiosa forma, agrupándose dentro de los huecos interdentes en complejos de 2 ó 3 elementos interconectados entre sí (Fot. 17) y con las células del surco interno (Fots. 22 y 23). Considerando en conjunto esta región, como lo hizo Kolliker (1952) al denominarla "habénula surcata", el tercio superficial del limbo sería una red laberíntica de canales que conforman, al entrecruzarse, los dientes de Huschke y que se encuentran rellenos por los complejos interdentes, sellando de este modo el limbo y separándolo de la endolinfa. Es claro que de esta disposición morfológica podemos obtener conclusiones sobre el funcionalismo de estas células si lo comentamos a la luz de otros hallazgos ultraestructurales que veremos a continuación.

De las características morfológicas de las células interdentes podemos concluir que se trata de elementos de citoplasma relativamente oscuro respecto al eje del limbo (Fots. 13, 14, etc.), y que poseen una cantidad más que regular de cuerpos mitocondriales y otros elementos que hacen suponerlas estructuras de metabolismo relevante

(Iurato, 1961). Por otra parte, el complejo interdental muestra dos tipos de espacios claros, intra y extracelulares. Los espacios claros extracelulares (canaliculares) determinan hendiduras abiertas, provistas, como se dijo, de dispositivos de ampliación de membranas (microvillis); estos canales están interrumpidos por uniones (Fot. 13), que pueden tipificarse, de acuerdo con lo establecido por Farquhar y Palade (1965) como "gap junctions", o, si se prefiere la terminología moderna (Simionescu et al., 1975), como uniones comunicantes. Las aparentes discordancias entre nuestras imágenes y las clásicas de estos autores posiblemente sean debidas (Staehelin, 1974) al largo tiempo empleado por nosotros en la deshidratación, ya que es conocida la extraordinaria labilidad de los dispositivos intercelulares de la unión a la acetona (Goodenough y Revel, 1970). En este aspecto, si seguimos manteniendo la composición intersticial a base de un líquido similar a la perilinfa en el eje del limbo, y dado que la única barrera entre este elemento y los canaliculos de las células interdentes es la membrana basal, tendremos que aceptar que las estructuras canaliculares van a ser espacios importantes para el recambio iónico. A este respecto llama mucho la atención, en ocasiones, la existencia de prolongaciones de estas células terminadas en un pequeño engrosamiento, recordando en estos casos la asociación de los pedicelos y la lámina densa del glomérulo renal (Fots. 21, 13 y 14). A pesar de ser la membrana basal simple, sin

las llamadas capas cementantes, es sabido de todos que un dispositivo así origina un filtrado, no ya solamente por los denominados poros en hendidura, sino por la propia lámina basal que impide el paso de moléculas de mediano y gran tamaño (Selkurt, 1970). De este modo, los catabolitos y los restos de la sustancia fundamental amorfa y fibrilar no alcanzarían la luz de los canalículos, hecho importante ya que, analizando los canales intercelulares bajo el punto de vista general de los enunciados de Tahlman (1975) y de Ross (1978), puede suponerse que aquí, como en otros epitelios que separan fluidos de distinto poder iónico, las paredes laterales y basal de la célula serían las responsables del reciclaje de agua y sodio (ver una revisión general de este problema en Ziegler (1977)). De hecho, Ross (1978, estudios en el órgano de Corti), considera que la hendidura intercelular dilatada (canalículos) es significativa de este bombeo lateral, y parece evidente que estos elementos canaliculares además de aportar el sustrato adecuado para la filtración, tienen un importante papel en la eliminación de iones de "retransporte" activo hacia el eje del limbo. En esta zona habría, pues, una relación directa entre la citada linfa y la célula interdental, al igual que la habría en el polo apical con la endolinfa (a través de la membrana tectoria).

Dado por supuesto que estamos ante una célula con posibilidades metabólicas importantes, que mantiene un espacio intercelular sellado y que está en contacto simultáneo con dos líquidos de composición

tan dispar como la endolinfa y la posible perilinfa del eje del limbo, es lícito pensar que han de tener un fisiologismo iónico importante para mantener su propia función. En este contexto puede valorarse, en toda su importancia, el significado de las uniones comunicantes antes mencionado; es bien conocido que estos dispositivos representan zonas de intercambio transcelular facilitado, y que uno de los aspectos mejor conocido del mismo es, precisamente, la transferencia iónica (ver revisión en Pitts y Finbow, 1977). No parece arriesgado por tanto, suponer aquí a título de hipótesis, que estas uniones median el acoplamiento iónico entre todas las células interdentes, de suerte que la actividad iónica de las mismas sea sinérgica.

Si aceptamos, por la situación y por la composición del hialoplasma, que estas células son ionicamente activas, creemos llegado el momento de comentar esas grandes vacuolas intracelulares, que, por otra parte, muestran una situación generalmente apical (Fot. 13) y se encuentran en ocasiones abiertas a la tectoria (Fots. 14 y 16), o, lo que creemos que es lo mismo, al espacio endolinfático, si bien éste hecho será comentado cuando tratemos el capítulo correspondiente. Es indudable que podríamos discutir sobre el carácter intra o extracelular de estos elementos, ya que el hecho de encontrarse delimitados por membrana celular con microvellosidades pudiera poder en duda su caracter interno. El hecho de que las microvellosidades sean siempre más cortas y escasas ~~que en~~ el espacio extracelular, así como

el tamaño, la disposición apical y el no haberlas encontrado jamás con estas características en relación con el intersticio, hace inclinarse hacia el origen intracelular, si bien solamente podría afirmarse fuera de toda duda por medio de cortes seriados o estudios con marcadores. Por otro lado, si consideramos estas vacuolas (que están en contacto directo, en ocasiones, con la endolinfa), como extracelulares, tendríamos que aceptar la difusión libre iónica entre el eje del limbo y la endolinfa, lo que, por otra parte, haría absurda la presencia de uniones ocluyentes superficiales y, más aún, haría suponer un mecanismo compensador de este paso de iones por parte de unas células que no existen a este nivel, ya que, como sabemos, la perilinfa libre en la escala media tiene efectos tóxicos sobre el órgano de Corti (Lawrence, 1960). Por otra parte, la observación de estas vacuolas en toda la amplitud del limbo, demuestra que, aunque pueden encontrarse en cualquier punto de su superficie (Fot. 24), se acumulan preferentemente en el área libre situada entre la inserción de la membrana de Reissner y el comienzo de la tectoria (Fot. 25), donde lógicamente existe una relación indirecta con la endolinfa. Este hecho no es en absoluto incontrovertible, ya que, como expondremos en el capítulo correspondiente, la membrana tectoria en estado de reposo constituye, para algunos autores (Lawrence, 1974; Ross, 1975), un elemento únicamente estanco, y por ello podría aislar el limbo de la endolinfa.

A la vista de lo dicho, y como hipótesis, podemos establecer que estos elementos intracelulares constituirían el último paso de un mecanismo de bombeo endo linfático. La célula interdental realizaría un ultrafiltrado iónico a partir de la linfa intersticial, expulsándolo al espacio endolinfático tras acumularlo en una gran vacuola en la región apical. El transporte por grandes vacuolas, tanto el aquí descrito como el que se citó en la membrana de Reissner, constituye, según Jacques (1969), un mecanismo de mantenimiento de fondo del equilibrio iónico de los líquidos. Parece por otra parte evidente que el bombeo requerido para una despolarización implica una prestación iónica casi instantánea a la zona de actividad, que indudablemente debe ser aportada por un mecanismo activo de membrana. En todo caso, solo queremos mencionar el dato sobre la relativa lentitud del proceso en ambas zonas, aunque veremos que la interpretación de lo que sucede en la membrana de Reissner y en los complejos interdentes es bien diferente cuando tratemos el capítulo de la membrana tectoria.

Así pues, considerado el limbo como un elemento en relación con un mecanismo iónico activo, debemos añadir a lo expuesto un dato prominente aportado por Axelsson y Vertes (1978), que en el curso de un estudio sobre la vascularización de todo el caracol, ponen en evidencia que los vasos arqueados del limbo espiral son los únicos situados junto a la endolinfa de toda la lámina espiral. A esto debemos añadir, a raíz de lo descrito por estos autores, y des-

cartada en la actualidad la cortilina en prácticamente todos los trabajos modernos, que con la excepción de la estria vascular, son los únid^{os} vasos que presentar una disposición anatómica próxima al espacio endolinfático.

Otro aspecto que debemos mencionar, como posible factor relacionado con la función de las células interd^{en}tales, es lo que se refiere a las células del surco interno, que como qued^o dicho, mantienen una continuidad anatómica estrecha por medio de la subvariedad que denominamos células mit^{ra}das.

Conviene recordar aquí, que cualquier sustancia que se situe en el espacio próximo al surco interno tendrá, forzosamente, que atravesar la capa contⁱⁿua que conforman las células a este nivel además de las prolongaciones de las células mit^{ra}das, prolongaciones finas, de revestimiento, de las células interd^{en}tales (Fots. 22 y 23). Traspuesta esta barrera celular encontramos dos puntos fundamentales de arribo de las sustancias que tomáran este figurado trayecto; o atravesar la membrana basal, o continuar, cruzando la célula mit^{ra}da, hacia el complejo interdental. Hay datos morfológicos que hacen suponer viables ambas vías, tras el paso del polo endolinfático de las células del surco interno. La posibilidad de un paso a través de la membrana basal viene a quedar apoyada por la existencia de unas hileras de mitocondrias en las zonas que contactan directamente con el limbo (se trataría de un mecanismo de transporte activo, para el que las mitocondrias aportarían

la energía). Por otro lado, el flujo continuo desde o hacia el complejo interdental se vería apoyado por el dato mencionado del cambio progresivo de densidad de estas células.

Por ser de índole general y requerir una explicación previa de todo lo anteriormente expuesto, hemos reservado para el final de esta exposición un breve comentario sobre la forma general del limbo espiral en relación con los complejos interdenciales. Estos elementos, por decirlo así, "modelo", estarían incluidos en huecos de base amplia y cuello estrecho, en el seno de los cuales se encontrarían alojadas las dos a cuatro células que los componen. La observación continuada de estos elementos sugiere que ese caliz de boca angosta no es más que un mecanismo de ampliación del contacto entre el complejo interdental y el estroma perilinfático del limbo, manteniéndose las células íntimamente aplicadas a las paredes del mismo por medio de re fuerzas densos de membrana similares a los descritos para otras zonas del órgano de Corti (pilares, células de Deiters, etc.,) (Fots. 13 y 14). Esta imagen, junto con los datos sobre las posibilidades iónicas de concentración de estas células, permitirían pensar en un sistema convergente y progresivo hacia el cuello del complejo.

Así pues, todos los datos expuestos hasta aquí parecen indicar como una posible función del limbo espiral la de constituirse en reservorio de iones de la escala media, como parecen sugerir los siguientes hechos:

1.- Los complejos interdentes constituyen una barrera celular iónica, al estar sellados por uniones ocluyentes en superficie.

2.- Existen datos morfológicos y electrofisiológicos para pensar que el líquido que embebe el estroma límbico es perilinfa o un elemento similar.

3.- Los complejos interdentes poseen muchos mecanismos de ampliación de su superficie de contacto con la linfa intersticial (forma del caliz interdental, canalículos, microvillis, etc.).

4.- Las células de cada complejo, están comunicadas por complejos de tipo uniones de anoplamiento ("gap-junctions").

5.- La membrana basal y las prolongaciones (pseudopodios) o los propios cuerpos de las células constituyen, igual que en otros lugares de la economía, una barrera al paso de grandes moléculas.

6.- Las células apicales del complejo interdental, conectadas con las restantes por uniones comunicantes, presentan vacuolas grandes, que deben ser intracelulares y se las encuentra en ocasiones abriéndose a la capa anhistia de la tectoria.

7.- Las relaciones de los complejos interdentes con las células del surco, parecen confirmar la capacidad de concentración de estas células e introducen un nuevo componente iónico derivado del espacio subtectorial (¿IV linfa?).

Por todo ello, pensamos que el limbo espiral interno, además de las posibles funciones que comentaremos después, constituye un elemento que mantiene activamente la composición iónica de la linfa, junto con la estria vascular y la membrana de Reissner. Además de esto, el hecho de poseer una vascularización peculiar (Axelsson y Vertes, 1978; Lawrence, 1971) pueda conferirle, a la luz de nuevas experiencias, un mayor protagonismo en este sentido.

Ya mencionamos antes algunas peculiaridades de estas células en relación con la membrana tectoria. Se trata del hallazgo de cuerpos densos, tanto en el polo apical de las células interdentes como en el propio seno de la membrana tectoria (Fots. 18, 19 y 20). Las características morfológicas de estos elementos, así como sus efectos visiblemente líticos sobre el material que conforma la tectoria, nos ha hecho pensar en ellos como cuerpos de carácter lisosómico. El papel que puedan jugar en los sujetos adultos puede estar en relación con la fisiología de la tectoria, aunque esto lo trataremos más adecuadamente en el contexto de esa membrana.

Otros datos, como la presencia de gotas lipídicas (Fot. 14) o material denso intracanalicular (Fot. 21), no merecen por nuestra parte más comentario que el de exponer su existencia como hallazgo poco frecuente y sin significado funcional conocido.

CORION INTERNO

Denominamos así, con arreglo a los criterios expuestos anteriormente, a todo el área comprendida entre la membrana basal, la lámina espiral y el modiollo. Consta, de dos subvariedades, a saber, el situado entre la zona de inserción de la membrana de Reissner y el labio vestibular (corion de las células interdenciales) y aquel dispuesto entre el anterior y el modiollo, que es conocido también por algunos autores como región vasculo-epitelial. Estas dos áreas muestran, como se expresó en la descripción de los hallazgos, una diferente morfología, no solo en relación al cociente células/estroma, sino también respecto a la morfología propia de los elementos formes del tejido. A continuación trataremos primeramente de matizar aún más las características que sobre el metabolismo hidro-iónico expusimos en el epígrafe anterior y después expondremos otras específicas de cada zona.

Ishiyama (1970) expone una sugerente teoría sobre la función de la zona vasculo-epitelial, basada tanto en la abundante vasculatura de la zona como en la existencia de similitudes entre las células superficiales, a las que denominan escamosas, y las de la estria vascular. Dado que es precisamente este último punto el más firme para apoyar la teoría de estos autores, lo comentaremos en mayor extensión. Las células superficiales de la región vasculo-epitelial, en contra de lo dicho por estos autores, ni son especialmente densas, ni, por supuesto, escamosas comparán-

dolas con las imágenes observadas por nosotros. En realidad, y aunque estas células puedan tener un hialoplasma algo más denso, jamás llegan a tener la osmiofilia manifiesta de las células superficiales de la estria vascular (Fots. 128, 129, etc.). que, por otra parte, viene condicionada no solo por un verdadero citoplasma denso sino además por una gran cantidad de mitocondrias en sus prolongaciones, en ningún modo equiparables, ni en tamaño ni en número, a las del revestimiento epitelial de la zona vasculo-epitelial. Por otra parte, según los estudios de Gonatos (1968) sobre la composición química y efectos de los fijadores, es muy posible que la osmiofilia de estas células, indudablemente algo mayor en las ilustraciones de estos autores que en las nuestras, esté condicionada por la salida de agua en relación con la tonicidad del líquido fijador. Sobre el hecho de denominar a estas células escamosas, desconocemos en absoluto la existencia de ningún dato morfológico, ni funcional, para aplicarlas este apelativo. Pero es quizá uno de los detalles más importantes en la diferenciación de estas dos variedades celulares las características de los dispositivos de unión, ya que mientras las células de la estria están selladas, como veremos más adelante, por uniones ocluyentes, las superficiales del corion externo, carecen de estos dispositivos, manteniéndose simplemente unidas por contactos de los denominados desmosómicos, o bien por "puncta adherentia". En todo caso, el hecho comentado por Gehardt (1962) en relación a que tanto las células de

esta región como las superficiales de la estria tengan actividad DPN-D y TPN-D no implica ninguna disposición iónica particular por parte de estas células, ya que, como es sabido, estas técnicas demuestran enzimas mitocondriales sin especificidad alguna, propias del metabolismo energético de cualquier zona.

Es un hecho evidente, por otra parte, que las mediciones de potenciales entre la perilinfa y el corion externo ofrecen datos similares (Rauch, 1971), lo que sería en este caso una incongruencia metabólica, ya que estas células harían un trabajo ineficaz, al convertir la perilinfa en otro fluido de composición probable muy parecida.

Así pues, la conclusión de Ishiyama et al., (1970), refiriendo a la zona vasculo-epitelial como elemento activo en el mantenimiento y producción de la perilinfa, debe trocarse, según nuestro criterio, en la de que esta región provee al corion de un fluido con una composición iónica que sirva quizá para el mantenimiento, después de la elaboración a este nivel, del status iónico de la endolinfa. El determinar si esta función es estrictamente permisiva, (es de cir, meramente de no interrumpir la comunicación del limbo con las rampas timpánica y vestibular), o activa es algo que se escapa a nuestra metodología, si bien como se comentará luego, la especial disposición vascular quizá sea relevante en este sentido.

El estroma fibrilar de esta región, cuyas características íntimas han sido bien estudiadas por Bairati y Iurato (1958), Iurato (1960), Iurato (1965), Engstrom (1955), Spoendlin (1957), etc., presentan, según estos autores características propias, distintas de la colágena u otra fibra conocida. Para llegar a esta conclusión se aplicó luz polarizada y métodos difractográficos, así como análisis bioquímicos y microscopía electrónica. Coincidiendo con estos autores, nosotros no hemos encontrado ningún tipo de periodicidad en estas estructuras. Otros como Ciges (1965), proponen que es posible que se trate de fibras elásticas mientras que Hamilton (1967), las asigna una composición parecida a la queratina. Estudios de Bannetti (1960), reseñados por Iurato (1962), indican gran parecido de este material con el encontrado en el tubo digestivo de algunos insectos. Aunque comentaremos en mayor extensión la génesis de la capa fibrilar de la membrana basilar al hablar del ligamento espiral externo, creemos conveniente mencionar aquí que la similitud de estas fibras con las de la membrana basilar, así como la continuidad del limbo con esta estructura, podría hacer pensar en el origen lmbico de las fibras basilares; esto, empero, deberá ser comprobado mediante experiencias específicamente encaminadas a ello, como la ruptura mediante de una microaguja y el estudio de la regeneración posterior, previo mantenimiento de las linfas por medios artificiales..

Una zona de especial interés es precisamente aquella que corresponde a la transición entre el limbo espiral y la membrana basilar. Este segmento, de límites imprecisos, cobra una gran importancia a la luz de la hipótesis de Davis (1958) sobre el movimiento general de la basilar y el órgano de Corti tras la estimulación sonora. Este autor propone dos zonas de deformación de la basilar, una de las cuales vendría a corresponder morfológicamente con el segmento citado. En este punto, la basilar serviría como eje de giro para un movimiento que sería más amplio en la región externa. Esta hipótesis concuerda, en cierta manera, con los datos morfológicos de este segmento. Efectivamente, la región que nos ocupa, por corresponder a una zona sin el grosor del limbo, y sin la arquitectura fibrilar conformada de la membrana basilar propiamente dicha (Fot. 34, 36 y 66), debe constituir un área más fácilmente deformable. Creemos que en el caso de que la hipótesis de Davis fuera absolutamente correcta, el hecho de que la basilar no parta desde el seno del limbo con una capa fibrilar bien conformada, sino que presente un segmento transicional de organización, supone una base morfológica evidente en apoyo de esta teoría.

El componente celular de este tejido presenta peculiaridades morfológicas que por si mismas dificultan notablemente su encuadramiento histogenético. De hecho, se trata de células que presentando uniones de membrana consideradas como propias dentro del tejido epitelial, exhiben

una disposición (separadas por una membrana basal del epitelio bañado por la endolinfa), un estroma y una forma externa propios del tejido conectivo. Más adelante, al tratar el corion de la región externa, veremos las diferentes cualificaciones asignadas por distintos autores a este elemento, cualificación histogenética que podemos extrapolar al corion interno dadas las estrechas similitudes que muestran.

Un detalle peculiar de este tejido es lo que se refiere a su diferente aspecto en la región de las células interdentes y surco interno, y en la zona vasculo-epitelial de Borghesan. Según se expuso en la descripción de esta zona, existe un límite neto entre las áreas citadas que viene a estar configurado por una disminución brusca, casi lineal, de la densidad celular, presentando la zona más externa una composición debida en su mayor parte al estroma (Fot. Este hecho se presta a diversas hipótesis fundamentadas en los fenómenos de deformación mecánica de la membrana basilar (Davis, 1958), o quizá a otros de asiento de fenómenos de intercambio iónico. Sea como fuere, creemos que carecemos de datos, en el momento actual, para formular una hipótesis en un sentido o en otro, o quien sabe si quizás en los dos. Los trabajos en curso, con métodos histoquímicos y trazadores, posiblemente nos permitan dilucidar el problema en un futuro no muy lejano.

En todo caso, queremos comentar un detalle de particular interés, como es la existencia de una relación peculiar de los vasos, por otra parte especiales, con las células coriónicas, que de forma constante se encuentran abrazados por prolongaciones citoplásmicas de diferente calibre.

Las relaciones citadas, así como la carencia de vesículas pinocitóticas en un endotelio continuo, recuerdan estrechamente los datos de Lee (1961) y de Cervos Navarro (1976) en la barrera hemato-encefálica. Hasta el momento desconocemos la contrapartida funcional que puedan tener las mencionadas asociaciones, si bien parece evidente que son un dato más en apoyo del importante papel del limbo en la dinámica de lesiones en el oído interno.

212

MEMBRANA BASILAR

Las características morfológicas de la membrana basilar han constituido tema de controversia desde la teoría de la resonancia de Hemholtz(1868), y más aún a raíz de las experiencias derivadas de la ingeniosa preparación de von Bekesy (1941) y de sus estudios sobre las posibilidades de deformación de esta estructura. Sobre de este problema, es posible consultar estudios al respecto por parte de numerosos autores, Engstrom (1955), Spoendlin (1957), Engstrom y Wersall (1958), Iurato (1962), y, más recientemente, Spoendlin (1966) y Kimura (1975) entre otros.

En todos estos completísimos estudios se plantean claramente dos problemas diferentes basados en la morfología y situación de la membrana basilar. Es evidente que una estructura filamentososa, compuesta por capas y dispuesta como sustentáculo del órgano de Corti, ha de tener una evidente misión en la producción del potencial de receptor en las células ciliadas, pero por otro lado es igualmente

claro que esta estructura está situada delimitando anatómicamente la escala timpánica de la media. Así pues, incógnitas de índole basal aparte, de la membrana basilar interesa su papel mecánico como soporte más o menos deformable y su discutido papel como barrera o como elemento activo en el mantenimiento iónico del oído interno.

En el aspecto mecánico, nuestras observaciones solo pueden limitarse, en un campo tan estudiado en este aspecto, a corroborar las impresiones de Iurato (1961) sobre la morfología del estrato fibrilar y de la denominada capa algodonosa o amorfa. Por otro lado, la determinación de grosores en las distintas zonas de la membrana basilar y en las distintas espiras están sobradamente efectuadas por diversos autores (ver Iurato, 1962), y es por ello que consideramos improcedente, a la vez que engorroso, repetir mediciones ya expuestas por otros autores al explicar la microscopía electrónica. Es por ello que nos concretaremos únicamente a exponer nuestro punto de vista sobre un detalle en particular observado con microscopía electrónica, además de por nosotros, por Iurato (1967) y por Kimura (1975), y que es el desdoblamiento de la capa fibrilar en dos haces (Fot. 143), en una zona que viene a estar situada bajo las cilias externas. Este fenómeno creemos que puede estar relacionado con un amortiguamiento de las vibraciones en esta precisa región si tenemos en cuenta el posible papel de absorción de energía de la capa anhistal postulado por Spoendlin (1966).

En el aspecto meramente funcional, en relación con la función vibrátil de la porción fibrogranular de la membrana basilar, debemos destacar la reciente aportación de Voldrich (1978), quien pone en evidencia lo artefactado de las preparaciones de von Békésy (1941) no solo en relación a la aplicación de un líquido inadecuado como medio de mantenimiento (lisol), sino, sobre todo, debido al estudio de temporales humanos con más de 24 horas postmortem antes de la extracción. Expone este autor que las características de elasticidad y deformación del material bajo estos efectos difieren profundamente de las condiciones reales. De hecho, un modelo realizado por él, con disposición radial de las fibras, demuestra que esta morfología, lejos de constituir cuerdas de resonancia, previene la propagación de una onda vibrátil en sentido espiral. De esta forma, las experiencias últimas de Voldrich (1978), tienden a variar el enfoque funcional de un dispositivo que, en ciertos momentos, llegó incluso a situarse en un plano de igualdad, en cuanto a protagonismo, con las células sensoriales (teoría de la resonancia de Hemholz).

Las implicaciones que sobre la permeabilidad de las diferentes escalas pueda tener la membrana basilar derivan fundamentalmente de la hipótesis de Engström (1960) sobre la existencia de un líquido (cortilinfá) de diferente composición iónica que la endo y perilinfá, y que bañaría los cuerpos de las células ciliadas y pilares al ocupar el túnel de Corti y los espacios de Nuel. Es evidente que

para producirse esta situación se requiere una impermeabilidad a los iones, tanto de las superficies del órgano de Corti como de la membrana basilar. Desde la aparición del trabajo de Engstrom, han venido sucediéndose una larga serie de hallazgos que refutan de forma bastante sólida su teoría. Duvall y Sutherland (1972) y Jahnke (1973), entre otros, han demostrado el paso rápido de diversos marcadores colocados en la rampa timpánica hacia el tunel de Corti y espacios de Nuell. Por otro lado, ya Davis y Eldredge, en 1954, demostraron una importante caída del potencial de acción y de los microfónicos cocleares por la inyección de potasio en la rampa timpánica. Tonndorf et al. (1962) observaron, además, el paso claro de colorantes vitales al tunel de Corti. Por otro lado, debemos barajar dos hechos de suma importancia en la discusión de este problema, como son el que la perilinfa tiene efectos tóxicos directos sobre el órgano de Corti (Lawrence, 1960, 1969), y, además, un factor funcional de primer orden, como es el hecho de que las fibras nerviosas (amielínicas en todo su recorrido por el órgano de Corti) difícilmente podrían despolarizarse en un medio con características iónicas parecidas al espacio intracelular, como lo sería la linfa propuesta por Engstrom. Con todo, es sorprendente encontrar autores como Kimura (1975) que afirman la existencia de una impermeabilidad manifiesta de la basilar al paso de iones basándose en la evidencia de uniones ocluyentes entre las células de revestimiento de la basilar, y sobre todo en el trabajo de

Angelborg y Engstrom (1979), que, lejos de afirmar este hecho, lo refuta, apoyándose en múltiples experiencias fisiológicas de otros autores y morfológicas propias. Tenemos que entender la afirmación de Kimura o como un error de imprenta o como un error de transcripción. Por otra parte, los análisis de "activación", realizados por Rauch (1964), establecen para la linfa cortidiana unos niveles de sodio y potasio muy parecidos a los de la perilinfa, contrastando de forma directa con la similitud parcial de la endolinfa y la cortilinfia propuesta por Engstrom. Estudios paralelos de este mismo autor demuestran que, al minuto de la inyección en la escala timpánica de sodio-24, los niveles en los espacios de Nuell y tunel de Corti son similares a los de la perilinfa (Rauch, 1970).

Por nuestra parte, hemos tratado de analizar el problema a la luz de nuestras observaciones, y la conclusión es que no encontramos ninguna barrera morfológica estable que impida el paso de sustancias hacia el tunel de Corti. Para llegar a esta opinión hemos tratado de analizar las diferentes capas que componen la membrana basilar. Las células de recubrimiento timpánico, a la vez que no muestran uniones ocluyentes presentan, cuando se observan con microscopía electrónica de barrido, múltiples espacios entre ellas, que dejan ver claramente el estrato fibrilar suprayacente. Aunque estas imágenes, en todo similares a las de Angelborg y Engstrom (1974), pudieran derivarse de la desecación (a pesar de realizarse esta con

la técnica de punto crítico), la observación personal de imágenes con esta técnica nos ha permitido constatar que células unidas por uniones ocluyentes, o, más aún, por uniones de acoplamiento "gap-junctions" demostradas con microscopía de transmisión, se mantienen unidas firmemente en las preparaciones bien desecadas y aún en las mal desecadas, que aunque muestran separación siempre mantienen segmentos fundidos que, lógicamente, deben corresponder a puntos de fusión de membranas. Pensamos, como más probable función para estas células, la postulada por Angelborg y Engstrom (1974), referida a la capacidad de fagocitosis de agentes microbianos o incluso de la perilinfa. Por otra parte, la capa fibrilar, que como es conocido mantiene siempre separadas por un espacio amorfo las fibrillas, no creemos que deba tener una función impermeabilizante. El material anhisto y la membrana basal, compuestos probablemente por polisacáridos (Iurato, 1967), no debe tener aquí, como en ninguna otra parte de la economía, misión de aislamiento iónico. Por otro lado, existen datos de otros autores (Spoendlin y Balog, 1973; Johnson et al., 1966) que dando por sentado que el ligamento espiral está embebido de perilinfa, aportan un dato colateral de importancia, ya que no conocemos ninguna estructura de separación entre este elemento y la membrana basilar.

Finalmente, la única barrera morfológica que resta la conformarían las bases de las células de la papila en el caso de que tuvieran uniones ocluyentes. En este sentido,

los detalles de la Fot. 85 para las bases de las células de Deiters, o de la 76 para las bases de las células de los pilares, ilustran sobradamente que estos contactos corresponden a uniones comunicantes o adherentes y no a uniones ocluyentes, lo que se concluye simplemente con la medición de la interlínea, que coincide con la referida por Farquhar y Palade (1965) para este tipo de uniones de acoplamiento. Así pues, tenemos que inclinarnos a pensar que de no ser por un mecanismo nuevo sin sustrato morfológico, la perilinfa circula libremente sin obstáculo ultraestructural apreciable.

Una zona con un especial significado morfofuncional de la membrana basilar es la conocida como habénula perforata. Esta zona, quizá por considerarse por la mayoría de los autores como un árca simplemente para el paso de las fibras nerviosas, está escasamente reflejada en la literatura, aunque creemos que por poseer en su zona superficial un dispositivo que ya describimos en la pág. , presenta un peculiar interés por su complejidad manifiesta. Dado que, como quedó dicho, la membrana basal se refleja junto con las prolongaciones basales de las células marginales, este dispositivo corresponde más bien a estas células, y con ellas será descrito a pesar de alcanzar tan gran profundidad y tan íntima relación con los canales habenulares.

Schuknecht et al. (1959), en el curso de estudios histoquímicos sobre la acetil-colinesterasa en el órgano de Corti, observaron la existencia de precipitados lineales en la región próxima a la habénula perforata, y los interpretaron como vías de paso de sustancias intersticiales al órgano de Corti. En la opinión de Spoendlin (1966), y en la nuestra propia, los precipitados histoquímicos descritos por Schuknecht no presentan un sustrato ultraestructural que apoye su identidad canalicular, y más bien pueden ser debidos a multitud de factores, referidos a lo delicado de las técnicas histoquímicas. La existencia de abundantes espacios claros en el intersticio a este nivel, es., en nuestra opinión, el producto de retracciones de la delicadísima sustancia fibrogranular que ocupa esta región (Fot. 140, 141, 142, etc.).

Como quedó dicho al principio del capítulo, el enfoque más funcional que se debe conceder, en nuestra idea a la discusión de los hallazgos, nos lleva a aplicar una sistemática basada, además de en la proximidad física de las distintas partes de las estructuras de la escala media, en propiedades generales comunes. Dado que el ligamento espiral muestra una continuidad topográfica con la membrana basilar, y que además muestra probables funciones que lo interrelacionan con las células del corion externo, hemos creído lógico que una exposición correlativa de estas estructuras favorece enormemente la comprensión de los problemas que la zona plantea. Englobaremos, por lo tanto, los

elementos mencionados en lo que denominamos, de modo genérico, compartimento externo, sometiendo estas estructuras a un tratamiento común; metódica que, por lo demás, hemos aplicado igualmente para el limbo espiral y el corion interno, que, salvando algunos detalles que luego comentaremos, presentan similitudes algo mayores que las que derivan de la simple simetría. Este compartimento, delimitado esquemáticamente en la Fig. 8, constituye el punto de confluencia del corion externo, el ligamento espiral y las células del surco externo. Aunque estas últimas no corresponden, respecto de la membrana basal, al espacio coriónico sino al propiamente endolinfático, y a pesar de que comentemos su posible significado en capítulos posteriores, no debe sorprender su aparición repetida en lo que a continuación exponemos, dada la íntima relación de vecindad con el corion y el ligamento espiral.

Los primeros estudios completos sobre esta región, se deben a Shambaugh (1908, 1928), quien fija su atención preferentemente en las células del surco externo, si bien realiza una descripción en relación con el ligamento espiral. En épocas más actuales, destacan los estudios de Hamilton (1967), y más aún las monografías de Takahashi y Kimura (1970), realizadas en el oído interno del mono. Estos autores, como lo hicieran los clásicos, consideran ligamento espiral al conjunto que denominamos aquí con esta denominación y además la de corion externo, si bien el propio Takahashi (1970) determina la existencia, a este ni-

vel de lo que él denomina fibrocitos de tipo I y II, que se corresponden con las células del ligamento y del corion externo aquí mencionados. Estamos totalmente de acuerdo con estos autores en considerar, por otra parte, las grandes similitudes existentes entre la región límbica (corion interno) y el ligamento espiral (corion externo) (comparar Fots. 11 y 12 con Fots. 121, 122, 123, etc.). Por otra parte distingue, al igual que nosotros, la diferente morfología de las células coriónicas próximas a la prominencia espiral de las restantes, situadas hacia la lámina de los contornos o junto a la estria vascular. Sorprende, además, la gran similitud existente en las fibras del estroma, tanto en cuanto a su morfología como a su disposición, mostrando el mismo patrón que describiera Spöndlin (1967) en la rata.

Pero, analicemos la exacta situación de estos elementos. Tanto las células del ligamento espiral como las del corion externo se sitúan en un recinto separado de la endolinfa por las células de Claudius, las del surco externo, el revestimiento de la prominencia espiral y la estria vascular. Todas las estructuras mencionadas presentan uniones ocluyentes en superficie (Fots. 112, 114, 116, 120 y 128), lo que en principio excluye un proceso de libre difusión hacia este área. Es un hecho comprobado que las células de estas dos zonas están relacionadas mediante uniones realizadas entre sus prolongaciones (Fots. 113, 122), cuando no apuestas por largos contactos de

membrana entre sus somas (Fot. 123). Es, por otra parte, un hecho cierto, que mantienen una relación íntima con los vasos (Fot. 124), o, si no es así, tienden a abrazarlos con sus prolongaciones, manteniendo en estos casos un halo claro alrededor de ellos (Fot. 121). Es, por otro lado, evidente, la estrecha relación, sin membrana basal interpuesta, con la capa más profunda de la estria vascular (Fot. 121).

A la vista de estos hechos, no podemos considerar a estos elementos como un simple tejido de relleno, sino que deben tener un significado más trascendente. Tahashi y Kimura (1970) exponen la posibilidad de que toda esta interconexión entre las células, no sea más que un medio de transmitir, en el caso del ligamento espiral, un movimiento sobre las células del surco externo, que informe de alguna manera a la estria vascular para provocar en ella una reacción iónica determinada. Nos parece una impresión muy simplificada del problema, sobre todo si tenemos en cuenta la enorme lista de funciones que se ha asignado a las células del surco externo y que luego expondremos. En nuestra opinión, tanto las células del ligamento como las coriónicas tienen, como en la región interna, con toda probabilidad la misión de aportar un sustrato iónico determinado al órgano activo (en este caso la estria vascular), para crearle así la posibilidad de resintetizar el fluido endolinfático. A favor de lo dicho se encuentran varios argumentos. El espacio que ocupan las células de las que

ahora nos ocupamos. no presenta ninguna barrera morfológica conocida a la libre difusión desde la rampa timpánica, siempre y cuando aceptemos que no hay elementos impermeables en la membrana basilar. Sí existe sustrato morfológico, de oclusión del espacio extracelular en el revestimiento endolinfático(v.i.); finalmente, y siguiendo con el mismo aspecto en la capa profunda de la estria, no hemos encontrado uniones estrechas (Fots. 132 y detalle). Si hemos hallado, en cambio, al igual que Takasaihi (1970) abundantes uniones de tipo "gap-junctions" entre las células coriónicas (Fot. 123, detalle), con el consiguiente supuesto del flujo transcelular y el equilibrio iónico que este hecho supone. Creemos interesante, para este aspecto, el estudio de Reale (1975) sobre uniones intercelulares entre los elementos de la estria vascular y del ligamento espiral. Los datos de este autor, obtenidos con una técnica (criofractura) de probada eficacia para el estudio de dispositivos de unión, apoyan el hecho de que "todas las células de la estria vascular y del ligamento espiral (se sobreentiende ligamento y corion externo), tienen su citoplasma en directa comunicación, en virtud de numerosas gap-junctions" (transcripción literal). En todo caso, suponiendo como lo hicimos en el limbo y zona vasculo-epitelial, un efecto favorecedor del flujo iónico, además del de soporte para las fibras, tendríamos un conjunto de hechos, junto con las características del citoplasma de las células, que son sugerentes a la hora de esquematizar las característi-

cas iónicas de la zona. En todo caso, estos comentarios trataremos de completarlos al referirnos tanto a las células del surco externo, como a la estria vascular. Por otra parte, no podemos olvidar la inteligente adecuación de Takahashi (1970) entre los movimientos vibratorios de la basilar, que provocarían lógicamente una alteración en la composición iónica de la linfa al despolarizarse el receptor, y la lógica reacción subsiguiente de los elementos mantenedores de este fluido. Parece muy lógica por tanto, la correlación entre este fenómeno, la continuidad morfológica del sistema de soporte y el corion, tanto externo como interno, si bien esta idea carece de un fundamento fisiológico firme y tendrá que permanecer como tal hipótesis hasta la aplicación de experiencias más específicas en este sentido. Con todo, este comentario lo ampliaremos al tratar más adelante la estria vascular, pero queremos mencionar aquí el trabajo realizado por Yamamoto y Macai (1964) sobre la circulación en esta zona. Estos autores demuestran la localización de hierro dextrano en el ligamento espiral, al mismo tiempo que en la estria vascular 10 minutos después de la inyección intravascular de esta sustancia. Ciertamente esta experiencia, junto con otras de las que hablaremos en capítulos siguientes, ofrecen una base fisiológica, aunque poco firme y discutible, para apoyar la unidad como compartimento hidroelectrolítico del ligamento espiral, corion externo y estria vascular.

Otro hecho llamativo, de significado todavía desconocido, es la existencia ya mencionada, de un material denso y granular que poseen las células propias del ligamento. El hecho de haberlo encontrado con las mismas características morfológicas en todas las muestras estudiadas, así como el hecho de no variar con los distintos fijadores, permite sugerir que no debe tratarse de un artefacto de técnica, si bien queremos reseñar la gran similitud que posee con el hallazgo, mucho menos frecuente, en los canalículos de las células interdenciales.

En resumen, diremos, que las células del ligamento espiral, como las del corion externo, es probable que posean una función iónica común, orientada a asociarse con la estria vascular para suministrar sustratos a ésta, probablemente de reciclaje de la perilinfa; es posible quizá, aunque esto sea mucho más remoto, que constituyan un todo armónico con la basilar, para, de algún modo, estimular ionicamente a los órganos mantenedores de la endolinfa.

Otra posible función que queremos dejar apuntada aquí es la de síntesis del estroma fibrilar de la basilar por parte de las células coriónicas. En este sentido, Takahashi (1970) expone el haber encontrado estructuras fibrilares intra y extracelulares, aunque afirma no haber encontrado evidencia morfológica del proceso. Asociándonos a la opinión de este autor, creemos, que aunque el tejido coriónico es muy sugerente de poseer capacidad fibrogénica, nosotros tampoco hemos podido observar el sustrato

morfológico en ninguna ocasión. Finalmente, no queremos terminar el sistema de soporte, sin hacer algún comentario sobre su posible tipificación histológica.

Según Corti (1851), estos tejidos corresponden a la gran familia de las sustancias proteicas (creemos que refiriéndose exclusivamente al componente fibrilar). Huschke (1845) y Hensen (1863), piensan que tiene un origen derivado del cartílago. Breschet (1836), opina que es gelatinoso; Bowmann (1859) que muscular y Boettcher (1869), Kolliker (1856) y Kolmer (1927) que tejido conectivo fibroso. Pero es quizá Mangabeira (1971) el que lo encuadra con un criterio más adecuado, al referir de él que se trata de "un tejido conjuntivo diferente de otras variedades en su capacidad de reacción a las lesiones o enfermedades", a lo que añadiremos diferente también por la composición y morfología de su estroma. Es evidente, en nuestra opinión, que la citología puede recordar remotamente la de un fibroblasto o un fibrocito, aunque el estroma, que posee un importante componente fibrilar, no es característico por la estructura de las fibras. Existen datos, por otro lado, que, pese a la existencia de uniones adherentes, invalida la consideración de este tejido como epitelial. De hecho, sería el primer territorio de la economía donde dos epitelios (el supuesto del corion y el evidente que tapiza la rampa media) se encuentran separados por una lámina basal. Por otro lado, la capacidad macrofágica de las células del revestimiento timpánico (Angelborg y Engstrom, 1974), y del limbo espiral

(Fot. 9) apunta hacia un origen conectivo de todas estas estructuras de soporte. Solamente quedaría, pues, conocer el porqué de esta rara variedad fibrilar, sin periodo, y con una composición bioquímica distinta a las fibras habituales del tejido conectivo (Iurato, 1962). Como simples ideas, sin intención de afirmar juicio algunos, nos preguntamos, si estarán relacionadas con el flujo iónico radial, con la elasticidad y eliminación de la resonancia en sentido espiral (Voldrich, 1978) o, quizá, con ambas cosas a la vez.

224

ESTRIA VASCULAR

Los primeros estudios realizados sobre la estria vascular se deben a Corti (1851) , y, posteriormente, a Eichler (1892), Siebenmann (1894) y Shambaugh (1903) entre otros, a los que la estria vascular llamó ya la atención como elemento regulador o productor de la endolinfa. De hecho, casi todos los autores citados encaminaron su experimentación en la línea de estudios sobre permeabilidad predominante en la época, aplicando tinta china, azul de Prusia y otros muchos colorantes vitales. Con todo, las primeras teorías concretas sobre la funcionalidad de la estria vascular surgen con los primeros que estudian el problema bajo el punto de vista de la microscopía electrónica; así, Engstrom (1955) y Smith (1957) conceden un papel preponderante a la estria vascular en la producción de la endolinfa, y Bekesy (1952) piensa que es la principal responsable de la creación del potencial D.C., lo que confirman Davis et al., (1958) tras un estudio sobre los

efectos tóxicos de la estreptomicina. Entre otras teorías, las principales funciones atribuidas a la estria vascular, son las de regulación de la presión, mecanismo de acomodación, función de reabsorción-secreción y de reabsorción ó secreción exclusivamente. De todas ellas, tras los trabajos de Yamamoto y Nakai (1964), Rodriguez Echandia y Burgos (1965), Hinojosa y Rodriguez (1976), Johnson (1966), Kimura y Schuknecht (1970), Sugar (1972) y Hilding y Ginzberg (1977), han permanecido principalmente las de la función productora y resortiva de esta estructura. Citron (1956) aporta ya que la concentración de potasio (144 mEq/l) y de sodio (16 mEq/l) de la endolinfa corresponde a un líquido intracelular, mientras que la concentración de ión cloro (107 mEq/l) se parece a la que posee el líquido cefalorraquideo y la sangre, tratándose pues, de un fluido con una composición iónica en todo diferente a los comunes en el organismo. Este hecho conduce a concluir que alguna de las estructuras o varias simultáneamente de las situadas en el contorno de la escala media deben poseer un mecanismo activo para la producción de endolinfa. Las peculiaridades de las células de la estria, así como su gran riqueza en vasos, son los dos hechos fundamentales, junto con sus propiedades citoquímicas, que han llevado a los autores antes mencionados (Rodriguez Echandia, 1966, etc.), a asignar esta función a la estria vascular.

Como quedó dicho en la exposición de los hallazgos, la estria vascular se organiza en tres estratos, que enumeramos de la superficie endolinfática a la profundidad. Las células de tipo I, conocidas también como marginales o células oscuras, constituyen para Hinojosa y Rodríguez Echandia (1966), entre otros autores, los elementos activos de la estria en relación con la producción de la endolinf. Parece evidente que estas células selladas en superficie mediante uniones ocluyentes y similares a las del epitelio de la prominencia espiral (Fot. 120), presentan abundancia notable de ramificaciones rellenas de abundantes mitocondrias y multitud de organelas e inclusiones (Fots. 128, 129, 130, etc.), de acuerdo con Yamamoto (1964), Hinojosa (1966). La morfología de estas células, su densidad, y regularidad de forma y abundancia de organelas, ha sido motivo de comparación con otras estructuras de las que se conoce función de concentración iónica. Así, Hinojosa y Rodríguez Echandia (1966) las comparan con la glándula de la sal de las sales marinas, Rodríguez y Burgos (1965) lo hacen con el túbulo renal de la rata, con las células del túbulo contorneado distal de la salamandra y con la glándula rectal productora de sal del pez perro, y Smith (1957) con las células ependimarias de los plexos coroideos, encontrando todos ellos similitudes con estas estructuras de capacidad de concentración iónica. Debemos, en este punto, hacer resaltar las aportaciones de Erulkar y Maren (1961), quienes encuentran elevados niveles de anhidrasa carbónica

en la estria vascular. Sobre este aspecto, presenta un gran interés el trabajo de Johnson y Spoendlin (1966), que por la aplicación de acetazolamida (inhibidor de la anhidrasa carbónica aplicado en el glaucoma por su selectividad en el epitelio ciliar), disminuía las vesículas citoplásmicas de las células de tipo I, argumentando estos autores que la anhidrasa, por lo tanto, favorecería la formación de estas vesículas. Como, por otro lado, encuentran una disminución de potasio en la endolinfa, sugieren que estas vesículas son portadoras de este ion. Aunque se ha pensado en estos elementos, puramente micropinocitóticos, como mecanismos posibles de reabsorción de endolinfa, parece ser que los estudios funcionales de Altmann y Walter (1950), así como los de Yamamoto (1964) o los de Johnson y Spoendlin (1966) mediante microscopía electrónica, descartan esta posibilidad. Por otra parte, los estudios experimentales realizados con marcadores por Yamamoto (1964) no muestran la incorporación de estos desde la endolinfa. Así pues, son opinión generalizada dos hechos: que la estria vascular expulsa potasio a la endolinfa y que no reabsorbe, manteniéndose, por otro lado, aislada por medio de uniones ocluyentes del espacio endolinfático. Respecto de las descripciones de Kimura y Schuknecht (1970), nos parece interesante destacar la existencia para estos autores de una unidad de membrana en la superficie endolinfática de las células tipo I mas gruesa y densa que en las restantes estructuras; por otro lado, nos ha sorprendido la observación de estos autores

de una membrana basal fina e irregular, entre las células tipo I y tipo II. Este elemento, cuya existencia no hemos observado en nuestro material, suponemos que se referirá al comienzo basal de la estria, y se situará entre ésta y el corion externo, ya que en esta localización la membrana basal se continua un corto trecho (Fot. 121, flechas). En cualquier caso, no podemos contradecir las observaciones de Kimura y Schuknecht (1970) mientras no estudiemos más tejido, aplicando las condiciones de fijación de estos autores y comparándolos con los nuestros propios. En este sentido, Hilding (1977) comenta la existencia de esta membrana basal en animales muy jóvenes, y apoya que va fragmentándose y desapareciendo progresivamente, de tal modo que en el animal adulto solamente es posible encontrarla rodeando los vasos.

Las células claras de tipo II, estudiadas por Smith (1957), constituyen una variedad celular de origen histogénico y funcional muy oscuro. Hasta la aparición de los estudios de Hilding et al. (1977) se venía sosteniendo la hipótesis de Rodríguez Echandia y Burgos (1965) sobre el origen glial (astrocítico) de estas células, dadas sus íntimas relaciones vasculares, su pálido citoplasma, abundancia de retículo, etc. Hilding (1977), basado en la activa producción de melanina de estas células, sostiene que son melanocitos que arriban a la estria durante el desarrollo embriológico por vía perivascular, y que, además, muestran todas las fases de la melanogénesis (premelanosoma,

melanosoma y gránulo de melanina). Según Della Porta (1966), las únicas células capaces de producir activamente melanina han de ser melanocitos, basándose en un razonamiento de tipo morfológico, embriológico y funcional. Por otro lado, Kimura (1969) los observa asociados también con células iónicamente activas del laberinto. De igual modo, La Ferrier (1974) los encuentra intimamente asociados a vasos en el oído interno, y el propio Hilding (1977) los compara con los melanocitos existentes en los folículos pilosos. Por nuestra parte, y de acuerdo con Zelickson (1967), no hemos encontrado gránulos de pigmentación en nuestros animales, que, como los del autor mencionado, eran homocigóticos y albinos.

Las células de tipo III, o claras profundas, son mencionadas muy escasamente en la literatura, y los autores comúnmente tienden a considerarlas una variante celular del corion externo (Iurato, 1962; Rodríguez Echandia, 1965),

absteniéndose en la mayoría de los casos de enjuiciar concretamente la posible misión de estas estructuras; se limitan a una descripción morfológica concisa. Por nuestra parte, creemos que las características citoplasmicas de estas células, filamentos (Fot. 132), densidad, cantidad de mitocondrias, etc. (Fot. 134), recuerdan notablemente a las del corion externo, si bien parece claro que presentan mayor cantidad de interdigitaciones y se encuentran más empaquetadas que éstas. De otra parte, las relaciones

que muestran con los vasos (Fot. 133) pueden compararse perfectamente con las existentes en el corion externo de localización más profunda (Fot. 124), donde, por otra parte, pueden observarse uniones de membrana similares a las de las prolongaciones de las células de tipo II (Fot. 132, detalle).

La estria vascular, considerada en conjunto, tiene, en nuestra opinión, la expresión morfológica de una barrera de ultrafiltración por concentración iónica activa. En este sentido, las consideraciones antes citadas de varios autores para entender las células de tipo I como responsables de un mecanismo de transporte activo contra gradiente de potasio, entre otros posibles elementos, se correlaciona muy bien con imágenes como la de la Fot. 129. En esta micro fotografía se observan prácticamente todas las capas de la estria, conformando una unidad funcional de distribución precisa. La irregularidad de las prolongaciones conduce, en definitiva, a un extensísimo contacto entre las células de tipo I y II; aunque la imagen 129 puede prestarse a pensar en un mecanismo de filtrado progresivo, por alternancia de capas, esto conllevaría indudablemente una densificación progresiva de las prolongaciones más próximas a la endolinfa de las células claras tipo II. Por ello, creemos que este mecanismo de ampliación de membrana conduce a mantener únicamente el sustrato iónico de las células de tipo I.

Por otro lado, debemos pararnos a considerar las aportaciones de Hilding (1977) sobre el origen de las células de tipo II, y, más aún, sobre la existencia en animales jóvenes de una membrana basal entre las células I y II, que posteriormente desaparece. No dudamos de la entidad embriológica asignada por Hilding a las células de tipo II, pero si creemos que constituyen, además, elementos primordiales en la barrera de filtración, tanto por su situación como por las características morfológicas de su citoplasma.

Así pues, con la estria vascular terminamos de contornear la escala media, y no queremos hacerlo, sin apuntar antes algunas observaciones sobre las características iónicas generales del compartimento endococlear. Previamente a ello queremos advertir sobre la necesidad de comprobación mediante otros métodos experimentales de las opiniones que a continuación expresamos, debiéndose tomar siempre como juicios derivados solamente de la observación morfológica.

Las células de la membrana de Reissner (Fot. 2, detalle y 8 B detalle), las prolongaciones superficiales de las células interdentes (Fot. 13, detalle y 15, detalle), las células del surco interno (Fot. 28, detalle y 29, detalle), la región interna entre todos los elementos que la componen (Fots. 34, detalle, 35, detalle, 39, detalle y 41 detalle), el pilar interno con la célula ciliada de la primera hilera (Fot. 65, detalle), las células ciliadas externas con las prolongaciones falángicas (Fot. 94, detalle), las del surco externo (Fots. 101, detalle y 102, detalle),

asi como las células de Claudius, epitelio de la prominencia y estria vascular (Fots. 112, detalle, 114, detalle y 120, detalle), presentan uniones cuyas características ya se describieron y que coinciden con lo que Farquhar y Palade (1965) consideran dispositivos de oclusión iónica del espacio extracelular. Asi pues, resulta, a la vista de esto, que al espacio endolinfático solamente pueden arribar elemento hidroiónicos, a partir de un mecanismo activo transcelular. En este sentido, existe evidencia, en una de las más completas monografías sobre este problema realizada por Rauch (1970), de datos positivos en la línea mencionada. Asi, este autor encuentra que el sodio penetra rápidamente en la escala media tras la muerte, y, además, que el transporte de potasio conduce a consumo de oxígeno en la membrana de Reissner y en la estria. Por otro lado, es muy importante el dato aportado por este autor sobre los disturbios iónicos que provoca en la endolinfa una estimulación del órgano de Corti con niveles de sonido de 120 dB y 2000 Hz. aplicados durante cinco horas.

Las conclusiones de Rauch (1970), asi como las de otros autores que han tratado la fisiología de los líquidos laberínticos (Schreiner, 1961; Portman, 1954, etc.), en ningún caso presentan severas discrepancias respecto del dato ultraestructural citado.

A la vista de lo hasta aqui expuesto. sobre las estructuras que pueden presentar alguna repercusión en el mantenimiento hidroiónico de las linfas, podemos intuir

una prótesis sobre el status hidroiónico endococlear.

El espacio endolinfático, sellado por uniones ocluyentes, requiere, por motivos que discutiremos más adelante, entre otros electrolitos, niveles elevados de potasio. Parece ser que los niveles de este ion en la perilinfa son muy bajos, por lo que se supone que el paso hacia la escala media se realiza contra gradiente, por la participación activa de células del espacio endolinfático. En nuestra opinión, y puesto que las células de la papila auditiva propiamente dicha y las de los surcos espirales aclaran iones potasio de la endolinfa (Thalman, 1975; Johnston, 1971), cabe pensar que el resto de las células (células endolinfáticas de la membrana de Reissner, células interdentes, células de la prominencia espital y estria vascular) están relacionadas, muy probablemente, con el mantenimiento de los niveles iónicos requeridos para el funcionamiento de las células sensoriales, a las que se supone consumo de potasio (entre otros elementos) durante su despolarización. Por lo demás, tanto la perilinfa vestibular como timpánica embebería, mas o menos modificada en el entorno de las células iónicamente activas, todas las estructuras no bañadas por endolinfa del conducto endococlear, ofreciendo no solamente un sustrato iónico a las células concentradoras, sino además un medio de reciclaje (ver Fig. 10). En todo este conjunto, es probable que tanto el corion externo como el interno sean elementos facilitadores del sustrato iónico adecuado para

células endolinfáticas activas, obteniendo de la perilinfa y de las estrechas relaciones que con los vasos poseen (ya describimos en el corion interno y en el externo como las células abrazan a veces estrechamente, y otras con un halo interpuesto de sustancia fundamental clara, a las estructuras papilares). Este hecho conduciría a meditar sobre las abundantísimas "gap-junctions" que poseen, que, por otro lado, contribuyen a modelar la imagen de una malla de expansiones, dentro de la que muy bien pudieran circular sustancias derivadas tanto de los vasos, como del medio, hacia la membrana basal del espacio endolinfático.

2/15

MEMBRANA TECTORIA

Esta estructura, a pesar de haber sido estudiada por diversos autores muy identificados con el órgano de Corti (Iurato, 1960 , Kimura, 1965,1975 , Dohlman, 1961 , etc), constituye en la actualidad, una incognita completa, tanto en lo que respecta a su origen como a su composición química, arquitectura y sobre todo su función. Este último punto, crucial dentro del mecanismo general de la audición, presenta una base general aceptada por la mayoría de los autores, como es el hecho de que de alguna manera la membrana tectoria es responsable de la despolarización de la membrana celular de los ápices de los cilios más largos; cómo se verifica esa despolarización sigue siendo una incognita para morfólogos y fisiólogos.

Sobre la naturaleza y función de esta membrana se ha especulado mucho. Desde Shambaugh(1907), para quien la tectoria es una estructura laminar que actúa como un reso-

nador (teoría que ha mantenido por otra parte Ayers, 1891, y Borghesan, 1954., entre otros) hasta por Mygind (1952), que sostiene se trata de una coagulación local de la endolinfa ó Hardesty (1908) y Held (1902), para quienes se trata de un material fibroso inmerso en una matriz gelatinosa, se han observado muy divergentes opiniones. Creemos, a la vista de los variables resultados de estudios histoquímicos de varios autores (sobre todo de Iurato, 1960), y de los resultados de las mediciones de las fibras con diferentes métodos de fijación, así como de las dificultades para una buena preservación que hemos tenido que superar nosotros, que la membrana tectoria es un elemento con una composición extremadamente labil y tornadiza, no solo dependiendo de los líquidos fijadores, sino muy probablemente del momento funcional de la estructura. En este sentido, Dohlman (1971) expresa el haber encontrado dificultades y variabilidad en el estudio ultraestructural de esta membrana.

En todo caso, la naturaleza fibrilar de su estructura queda sólidamente argumentada gracias a los estudios en fresco de Iurato (1970). Este autor, cotejando sus datos con otros autores, expone que la membrana tectoria, a pesar de poseer, en virtud de datos tanto histológicos como embriológicos o derivados de la digestión con urea o tripsina, las características de colágena, no presenta el patrón ultraestructural ni difractográfico de la misma. Así pues, para este autor, en cuyo estudio se entroncan todas las ante-

riores hipótesis enunciadas, la tectoria está compuesta por protofilamentos proteínicos de 90 Å de diámetro, evidenciados por contraste de fases en material en fresco. Pero no es excepción el diámetro fibrilar en la variación general de los datos sobre esta estructura, y así, frente a los 90 Å de Iurato, para Engstrom y Wersall (1958) miden 40 Å, para nosotros 150 Å y, según Spoendlin (1957), estos filamentos son de grosor variable. De hecho en lo único, en lo que parecen estar de acuerdo todos los autores es en el origen distinto de la colágena de estas unidades.

Otro punto conflictivo corresponde a las relaciones de la tectoria con los cilios y las células de Hensen. En este sentido, mientras que De Vries (1949) mediante criogenización con nitrógeno líquido, Tondorf et al. (1972), con tinciones ultraviales, Kimura (1965), con microscopía electrónica de transmisión y Lindeman (1971), con microscopía de barrio, entre otros, sostienen el anclaje firme de la tectoria a los cilios y las células de Hensen, Lim (1972), Tanaka et al. (1973) y Engstrom y Ades (1962), no encuentran la base morfológica del mismo. Nosotros en ningún caso observamos una imagen clara de cilios incluidos en la cara inferior de la membrana (como muestra claramente, a nuestro juicio, Kimura, 1975) pero si hemos observado (Fot. 42) suaves invaginaciones de la misma en zonas próximas a cilios. De cualquier forma, nos abstendremos de enjuiciar el problema, ya que creemos que la confirmación o negación del hecho corresponde a experiencias

específicamente encaminadas en este sentido, puesto que la simple observación con microscopio electrónico, da, como quedó dicho resultados poco fiables.

La existencia de espacios huecos y claros en el seno de la membrana tectoria ha sido citada por algunos autores contemporáneos, aunque como dice Dohlman (1971), todos ellos, salvo muy pocas excepciones, se abstienen de enjuiciarlos. De acuerdo con Dohlman (1971), cuyo estudio se realiza sobre la paloma, nosotros hemos observado, en el cobaya, un proceso de expulsión lisosómica a partir del polo apical de las células interdentes (Fots. 13, 18 y 19), cuyo efecto lítico origina, en las zonas próximas a estas células, espacios de características similares a los observados en áreas alejadas del limbo (Fot. 33). Según Spoendlin (1957) esta imagen es susceptible de variación con los distintos métodos de fijación. Nosotros, en cambio, en el transcurso de todas las pruebas de fijación los observamos completamente invariables, si bien esto quizá fuera debido a la aplicación casi siempre de los mismos componentes, dado que fijamos prederentemente la atención en la molaridad, tiempo, concentración, etc. Las imágenes de secciones diferentes sobre la membrana, indican, si aceptamos con Dohlman (1971) que se trata de canales intratectoriales, una disposición con tendencia radial. Este mismo autor por la aplicación de hierro coloidal, afirma la no comunicación de estos elementos con la endolinfa. Dohlman (1960) indica que los cilios, rodeados de una capa de muco-

polisacáridos (a la que nos referiremos en el capítulo siguiente) y de iones libres, aumentan su carga positiva de iones potasio por los movimientos de la tectoria.

Como mencionamos al hablar de las células interdenciales, estos elementos presentan características morfológicas compatibles con el ultrafiltrado iónico, y estas células, por producir los espacios vacíos de la tectoria, han de estar, lógicamente, en contacto con ellos; con las reservas que conlleva lo desconocido de la situación funcional de la tectoria, podíamos sugerir una implicación de estas células en la creación de un ambiente hidrohiónico adecuado en los polos ciliares (caso de que estos tuvieran inmersos en ella, como parece ser el caso) por vía de los canales intramembranosos. Los estudios de Naftalin (1965) apoyan esta impresión, ya que este autor afirma que la vibración sonora produce un cambio de presión en la membrana tectoria que ocasiona una eyección iónica implicada en la despolarización ciliar. Armonizando los datos de este autor con las conclusiones obtenidas por Lawrence (1974) y también por Ross (1975) sobre la impermeabilidad a los iones de la tectoria, esta estructura se responsabilizaría del aporte iónico a la región por eyecciones en el momento de la despolarización. Este hecho es, sin embargo, discutible, ya que las afirmaciones de Ross y de Lawrence se basan en mediciones de potencial (la tectoria no tiene el mismo potencial que la endolinfa, tiene potencial 0),

mientras que otros autores encuentran datos opuestos por el estudio de la región con marcadores (thorotrast-Angelborg, 1976; ferritina-Jahnke y Rudert, 1973; colorantes vitales-Tondorf, 1962). En cualquier caso, si admitimos una permeabilidad instantánea de la tectoria en el momento de su deformación mecánica (Naftalín, 1965), es evidente que los estudios con trazadores antes mencionados carecerían de valor por no haberse realizado las experiencias en un estado de absoluta insonorización ambiental. Por otro lado, si admitimos la hipótesis de Dallos (1975) sobre la transducción en el polo ciliar, en la que este autor concluye, por la valoración del potencial creado a este nivel que la célula ciliada admite un flujo concentrado de potasio para su despolarización, tendremos dos hechos en los que el status iónico de la membrana tectoria probablemente influyan en el fenómeno de despolarización ciliar. De un lado, el hecho comentado sobre el efecto que el potasio y los mucopolisacáridos apicales de los cilios pueden tener como efecto piezo-eléctrico en las puntas inmersas en la tectoria (Dohlman, 1960), y por otra parte el posible aporte iónico de potasio en la eyección tras la vibración sonora (Naftalín, 1965) y su posterior admisión por el polo cuticular de la célula ciliada, como satisfacción a sus requerimientos iónicos en el momento de la despolarización (Dallos, 1975). Estos aspectos, siempre considerados a nivel de hipótesis de trabajo, quedan esquematizados en la Fig. 10 (Det.).

REGION INTERNA, DE LOS PILARES Y DE LAS
CELULAS CILIADAS EXTERNAS (PAPILA AUDITIVA DE
KÖLLIKER).

El estudiar el conjunto de las células de sostén y sensoriales, englobadas bajo el término de papila auditiva de Kolliker presenta, en nuestra opinión, dos ventajas, una de índole sistemática y otra expositiva. Sobre la sistemática aplicada, ya incluimos un epígrafe al comienzo del capítulo, pero referente al segundo aspecto queremos exponer y recalcar la sólida unidad morfológica y entidad funcional que soporta la denominación de papila auditiva, de la que iremos tratando de dar cuenta a lo largo de la exposición que prosigue.

CELULAS CILIADAS

Según vimos al hablar de la membrana tectoria y de sus relaciones ciliares, así como de las propiedades de la membrana basilar, quedaron establecidos algunos criterios sobre el primer paso (la transducción) en la producción

del impulso sonoro. Sobre aquellos hechos ya observamos la gran cantidad de incógnitas que habrá que resolver. antes de cimentar una sólida propuesta, sobre el segundo paso del proceso, puesto que no existe ni tan siquiera una hipótesis fundamentada. concordante con los nuevos estudios sobre el problema. Descripciones morfológicas sobre las células ciliadas. podemos encontrarlas profusamente en los últimos años, p.e., las monografías de Flock y Duvall (1965), Iurato (1960), Rosenhall y Engstrom (1974) y Kimura (1966,1975) entre otros. El segundo paso en la transcripción presenta muy diferentes aspectos para varios autores. Así, Engstrom, Ades y Hawkins (1962) piensan que la misión de los cilios es puramente mecánica, ya que su única función sería la de transmitir la vibración de la tectoria al cuerpo de la célula ciliada; según estos autores verdadero y único transductor de estos elementos. En cambio, como se dijo al hablar en el capítulo anterior de las relaciones entre los cilios y la tectoria, la tendencia actual de la mayoría de los autores, entre los que nos incluimos nosotros, es a considerar las estructuras ciliares como elementos electroiónicamente activos en el proceso de despolarización de las células ciliadas. En el extremo de esta tendencia se situarían las afirmaciones de Vinnikov y Titova (1974), para quienes las membranas de los cilios serían el punto primero del proceso de despolarización local. Esta aseveración está basada en la demostración histoquímica de acetil-colinesterasa en los cilios, una enzima cuyo valor

como marcados sináptico es bien conocido. Los datos de estos autores, y su teoría citoquímica de la audición, han ido perdiendo predicamento ante la progresiva acumulación de datos que hablan en contra de la insuficiencia de las técnicas histoquímicas aisladas para la tipificación de áreas sinápticas (ver una revisión sobre estos aspectos en Eranko, O:- "Histochemistry of nervous transmission", Elsevier), pero, como se verá luego, existen ciertas evidencias de que los cilios representan un papel mecánico y además electrogénico.

Nos interesa más aquí analizar los fenómenos que suceden a la aún no bien conocida función ciliar. Friedman (1959) establece la existencia, en etapas embrionarias, de un kinetocilio, que luego desaparecerá en el desarrollo posterior. Este hallazgo, es comentado por diversos autores (Flock y Duvall, 1965; Kimura, 1965, 1966; Bagger-Sjoberg y Wersall, 1973 entre otros) asignándole al cuerpo basal una misión principal en dos diferentes sentidos, en la polaridad morfológica de la batida ciliar y en el fenómeno intrínseco de la despolarización del polo cuticular y de la célula ciliada, principalmente sostenida por Engstrom, Ades y Hawkins (1962). Las raíces ciliares mencionadas por estos autores, no son fácilmente observables en las imágenes de microscopía electrónica de transmisión, pero en cambio si son constantes en las de barrido (Fot. 77), donde se encuentran siempre ocupando una situación superficial, y lo que nos parece más importante, externa con re-

ferencia al penacho ciliar. La relación que la raíz pueda tener respecto a la orientación del penacho ciliar está argumentada en los trabajos realizados sobre la papila basilar del "calotes versicolor" (Bagger-Sjoberg-1973), y en el órgano de la línea lateral del pez (Flock y Wersall, 1962), entre otros. En estos animales, las estructuras citadas parecen presentar diferentes áreas de despolarización, según la orientación de los penachos. Esa particular orientación coincide con una situación peculiar de un kinetocilio que poseen, lo que conduce a pensar en la interrelación entre ambas estructuras. La observación por nuestra parte (que no se ilustra por no corresponder al tema, ni se cita por ser datos inéditos) de cocleas de cobayas recién nacidas estudiadas con microscopía electrónica de barrido, apoyan singularmente el hecho, por otra parte observado en el ratón por Kikuchi (1965), de que pueda existir una inducción de la geometría ciliar por parte de un kinetocilio atávico, que se perdería en estadios posteriores. Pero para los autores citados, este cuerpo tiene un valor no solamente como inductor durante el período embrionario, sino probablemente eléctrico en la despolarización de la célula ciliada. Nosotros, tras haber revisado una documentada monografía sobre el papel de los centriolos, no hemos encontrado parangón en este sentido con ningún otro ente biológico (Bager, A y Bager, J, 1972); si bien algunos autores consideran la posible influencia de estructuras de este tipo en los movimientos celulares, al compararlas con

el blefaroplasto de algunos protozoos (Friedlander y Wahrman, 1970).

En cualquier caso, el movimiento del penacho ciliar, constituye un punto de suma importancia en el conexto general del proceso de la producción del impulso nervioso. Así, el trabajo de Flock (1977), presenta datos de importancia, sobre la mecánica del movimiento ciliar, que debemos estudiar a la luz de la morfología de estas estructuras. Según este autor (que deforma mediante una microaguja los cilios y los observa mediante una preparación similar a la de Beke-sy, con un objetivo de inmersión) en el caso de un desplazamiento extero-interno existe la posibilidad de un movimiento rígido o flexible del cilio durante la deformación mecánica. Los datos de este autor, según aclara él mismo, deben ser interpretados con las reservas que produce el movimiento en un medio iónico artificial.

Las imágenes de microscopía electrónica de superficie (Fot. 78), demuestran y es un hecho conocido desde los ya clásicos trabajos de Lim (1969), que los penachos ciliares se organizan en varias hileras de decreciente longitud. Según se desprende de los estudios de Flock (1977), las hileras de menor altura poseen la misión de reforzar el conjunto del penacho ciliar. En nuestra opinión y a la vista de las imágenes de microscopía de barrido antes citadas, si existe una cierta rigidez de las hileras bajas, estas pueden perfectamente obstruir el movimiento en sentido interno del penacho ciliar, siendo para nosotros

estas estructuras (no sabemos si con, o en lugar de ~~el~~ cuerpo basal) las responsables de un movimiento predeterminado del penacho ciliar. En este punto, conviene comentar el hallazgo de finos segmentos filiformes que se pueden encontrar, a modo de puentes, entre los cilios (Fot. 77). Estas estructuras, reseñadas por Bredberg (1972), puede interpretarse a nuestro juicio de dos formas diferentes: o como elementos que unen los cilios provocando un movimiento solidario del penacho, o como condensaciones por efecto de de secación de los mucopolisacáridos de cubierta. En las imágenes en que los cilios se encuentran separados por la manipulación (Fot. 43), estos elementos aparecen con un aspecto filiforme y una entidad tan clara que nos hace dudar seriamente de que sean artefactos de desecación o fijación. De las medidas del diámetro y longitud de los cilios, queremos destacar una que nos ha llamado especialmente la atención, al igual que a otros autores (Kimura et al., 1964), que es precisamente, la del segmento próximo a la inserción en la cutícula. Las imágenes observadas por nosotros (Fot. 77) muestran, de forma constante, una base más fina del cilio. Este hecho hablaría en favor de un movimiento rígido y articulado en la base para los cilios más largos (Flock, 1977).

La fijación de los cilios se realiza como quedó descrito, mediante una estenosis del tallo ciliar, en la condensación hialoplásmica apical denominada cutícula, ya

descrita por otros autores (Iurato, 1960), y que, de acuerdo con la opinión generalizada, debe poseer una función principal, de conferir al polo apical de la célula ciliada la rigidez y textura necesarias para el mantenimiento en posición de estas estructuras. En este sentido, la sustancia cuticular presenta parecido con la condensación apical de las células del revestimiento intestinal conocida como condensación terminal (Bloom y Fawcett, 1973), para la que se conoce, en una función similar a la enunciada para la cutícula ciliar. El hecho de encontrar este área de densificación en el órgano de Corti, en un segmento superficial que incluye desde la célula ciliada interna hasta la tercera hilera de ciliadas externas, pasando por las cabezas de los pilares y prolongaciones falángicas, hace suponer, al igual que en el epitelio intestinal, que muy probablemente éste sea un segmento especialmente rígido respecto a las restantes estructuras, si bien las características de elasticidad serán comentadas más ampliamente al hablar de los elementos de soporte.

Kimura, Schuknech y Sando (1964) encuentran cuerpos densos en la región subcuticular de las células ciliadas, de los que piensan que debe tratarse o de gotas de grasa o de pigmento. Esos mismos elementos observados por nosotros, presentaban, mediante los fijadores empleados, crestas en su interior y, en general, todos los atributos de pequeñas y redondeadas mitocondrias, como se describió en la exposición de los hallazgos. Creemos que las imágenes de estos auto-

res presentan los resultados de una fijación exclusivamente a base de un solo componente de preservación (tetroxido de ósmio), que no actúa sobre determinados componentes de las células (Merchan et al., 1974).

Por lo demás, existen peculiaridades del citoplasma que obligan a un comentario por separado de las células ciliadas externas e internas. Según la mayoría de los autores (Kimura, 1975; Smith, 1975; Spoendlin, 1976), las células ciliadas internas presentan un grado menor de diferenciación o especialización que las externas, pareciéndose más a una célula epitelial inespecífica. Seguramente es la organización del retículo endoplasmático en las células ciliadas (membranas fenestradas), la característica citoplásmica más acusada. La función de esa disposición de las cisternas ha sido comentada por varios autores, aunque parece ser que no existe ningún dato para afirmar nada con cierta base respecto de ellas. Efectivamente, hipótesis existen muchas, y así Engstrom (1955) piensa que son las responsables de los microfónicos cocleares, y Spoendlin (1966) opina que mantienen un gradiente de potencial respecto al eje citoplásmico central. Aunque nos abstendremos de enjuiciar estas teorías, si creemos importante el mencionar que Engstrom, Ades y Bredberg (1970) encuentran que, en determinadas situaciones patológicas (trauma acústico inducido por el ruido de un helicóptero), se produce un aumento de estas cisternas, así como de la formación de cuerpos de Hensen. Kimura (1967) encuentra un aumento parecido

de capas en el hidrops laberíntico experimental. Estos hechos, sumados a las experiencias de Ludeña (1979), que observa en determinados estados tóxicos dilataciones entre las cisternas y la membrana celular, así como clarificaciones citoplásmicas, hacen pensar en una alteración hidroiónica por probable fallo de la bomba de sodio potasio. Aunque las situaciones tóxicas pueden todavía interpretarse de varias formas, dado lo poco estudiado del problema, creemos que, sin descartar otras teorías, las cisternas de retículo de la célula ciliada (membranas fenestradas) pueden posiblemente tener un papel importante en el metabolismo hidroiónico de la célula.

Finalmente, queremos comentar especialmente un hallazgo de índole general referido al cuerpo de la célula ciliada. Gulley y Reese (1977) encuentran importantes diferencias, con la técnica de criofractura y replica, entre tres zonas del cuerpo de la célula ciliada. Establecen, que la membrana apical (uniones), la del cuerpo y la de la región infranuclear, muestran notorias diferencias referidas a la organización de sus partículas cuando se estudian con gran resolución. Nuestro comentario, a este respecto, intenta hacer una correlación entre los hallazgos de Gulley y Reese y la morfología de la célula ciliada. Efectivamente creemos que existen tres áreas morfofuncionalmente distintas (según este criterio describimos las células ciliadas), basándonos no solo en la morfología sino en hechos que como veremos son conocidos y aceptados por la mayoría de los au-

tores.

El polo apical es sabido que posee la misión de iniciación del impulso y transducción, además de la de anclaje a las prolongaciones falángicas (complejos de unión) y, muy probablemente, influya, como veremos al hablar de los pilares, en lograr, por la rigidez prestada por su cutícula, una deformación homogénea de toda la superficie sensorial de la papila auditiva de Kollicker. Por otra parte, el segmento subcuticular (supranuclear) posee, como característica más llamativa, la asociación a la membrana de un sistema cisternal que, bien iónica o eléctricamente, como quedó dicho (Engstrom, Ades y Bredberg, 1970, Kimura, 1967, Ludeña, 1979), está implicado en la transmisión del impulso hacia el polo sináptico. Más aún, y en favor de la misión iónica de este segmento, Gulley y Reese encuentran puentes de comunicación entre los sistemas fenestrados y la membrana, que posee, por otro lado, un número mayor de agregados de grandes partículas. Es evidente, pues, que aunque los datos de estos autores abogan en favor de una modulación iónica o simplemente de un mantenimiento hidroelectrolítico, el verdadero significado de este segmento queda todavía por dilucidar. Finalmente, el segmento sináptico o infranuclear, posee dos hechos remarcables en relación con su especialización en la despolarización de la fibra. La criofractura sobre esta zona no aporta una interpretación suficientemente importante como para llegar a otra conclusión que no sea la diferente densidad y tamaño de las partículas

a este nivel. Por nuestra parte, reseñamos el hecho notable de que los sistemas fenestrados se convierten, en el polo sináptico, en una sola unidad cisternal, cuyo significado puede perfectamente equipararse a la ya conocida cisterna hipolemal de una sinapsis cualquiera (Peters et al., 1971); evidentemente, la abundancia de formaciones microtubulares y de mitocondrias estarían implicadas en el proceso de transmisión sináptica.

CELULAS FALANGICAS

Las células falángicas, según se deriva del estudio de los autores tanto modernos como clásicos, han sido incluidas siempre dentro del sistema de soporte del órgano de Corti, describiéndose, en la generalidad de los casos, en común con las células de los pilares. Efectivamente, no es de extrañar que Corti (1851), Kolliker (1852), Held (1926) o el propio Deiters (1860), asignaran a estas células, por su situación y organización arquitectural, una misión única de soporte. De hecho, creemos que son precisamente los detalles reseñados, junto con el hábito en muchos temas de "seguir el hilo", lo que es causa principal de que, después de revisar la bibliografía sobre el tema, solamente Angelborg y Engstrom (1973) se plantean la posibilidad de una función diferente para las células de "soporte"; término que, en nuestra opinión, no representa ni con mucho las posibilidades funcionales de estas estructuras. Los mencionados autores encuentran, en estas células, una pronunciada actividad fagocitaria que nosotros no hemos observado, aun

que por, otra parte, la búsqueda de alguna evidencia inco-
gráfica en este sentido ha sido siempre infructuosa.

A la vista de lo dicho, expondremos nuestra inter-
pretación personal sobre un aspecto de la funcionalidad de
estas células, lo que por supuesto no implica que, como lo
hacen la mayoría de los autores (Kimura, 1975; Iurato, 1961,
1962; Smith, 1957; Smith y Takasaka, 1971, etc.), comente-
mos las características mecánicas de estas células conjun-
tamente con las de los pilares.

Si consideramos, a la luz de los estudios de Porter
(1966), que los sistemas de microtúbulos (y esto lo eviden-
ciaremos en el capítulo de elementos de soporte) constitu-
yen elementos equiparables al citoesqueleto, además de
otras funciones; el estudio morfológico de la célula de Dei-
ters externa demuestra que las formaciones microtubulares
solamente se encuentran, como tales, situadas en la prolon-
gación falángica y áreas inmediatamente próximas del cito-
plasma (Fots. 91 y 92). Por otro lado, las células de so-
porte internas (Smith y Dempsey, 1957) no presentan micro-
túbulos ni filamento alguno organizado, en su citoplasma
(Fots. 34, 39, et.c). Sin dudar en ningún momento el valor
de estos elementos como de soporte, lo que se evidencia por
su disposición, a modo de puente, entre las ciliadas y la ba-
silar, pensamos que en modo alguno debe ser esta su única
misión, por cuanto que, a diferencia de las células de los
pilares, el citoesqueleto no está en modo alguno tan desa-
rollado, en tanto que el volumen hialoplásmico es conside-

rablemente mayor, y, en algunas áreas, de distinta configuración.

Por otro lado, existe un hecho que creemos marcadamente interesante dentro de la morfología de estas células, como es la íntima relación que mantienen tanto con el polo sináptico de la célula ciliada como con las fibras nerviosas que circulan entre los espacios de Nuell (Fots. 88 y 89) (Spendlin, 1968); esta relación, comentada en conjunción con su peculiar disposición y relaciones, quizá pueda llevarnos a alguna conclusión sobre sus posibles funciones. Efectivamente, es un hecho conocido (Kimura, 1975) (Fot. 83) que las células de Deiters, por medio de su cuerpo celular, contactan simultáneamente con tres elementos, que son el espacio endolinfático, el polo sináptico de la célula ciliada y la membrana basilar. Analizaremos secuencialmente estas relaciones. El polo apical de la prolongación falángica es conocido (Angelborg y Engstrom, 1973; Vinnikov y Titova, 1964) que posee una densa población de microvellosidades, que, por otra parte, son las únicas de toda la superficie endolinfática de la región de las ciliadas externas (Fots. 96,97 y 98). Las relaciones con el polo sináptico de las células sensoriales son de aposición simple, sin refuerzo, pero, en cualquier caso, englobal como un cáliz al polo basal de estas células, llegando, como en la célula ciliada interna, incluso a abrazar la mayor parte del soma (Fot. 34). La relación entre la célula de Deiters y el

polo sináptico ha sido, por otra parte, muy bien estudiada por Smith y Sjostrand (1961), quienes consideran la existencia de un material cementante lipídico que ocupa la interlínea entre la célula ciliada y el caliz. Para estos autores, es cuestionable considerar a esta hendidura como espacio extracelular. Por otro lado, las relaciones con las fibras nerviosas, ilustradas en las microfotografías 88 y 89 deben tener una función más allá del simple mantenimiento en posición. Schuknecht y Woellner (1955) ya establecieron el hecho de que la destrucción, mediante un trauma acústico intenso, de las células ciliadas; las fibras nerviosas mantenían su estructura, pero cuando se producía la lesión de las células de Deiters era evidente un importante fenómeno de degeneración retrógrada de estos elementos neurales. En este mismo sentido, Spoendlin y Gacek (1963), tras estudiar la relación de la célula de Deiters con las fibras nerviosas, consideran que debe existir una importante relación funcional entre estos elementos.

Los contactos basales de las células de Deiters con la membrana basilar no han sido estudiados con otro fin que el de buscar una barrera aislante, que ya comentamos como inoperante al hablar del concepto de cortilínfa. Existen, a este nivel, dos hechos que creemos interesantes para la cualificación funcional de las células. El primero de ellos se refiere al hallazgo de agrupaciones de mitocondrias junto a la membrana (Fot. 85) en células que, por lo

demás, las suelen presentar en poca cantidad y dispersa. El segundo aspecto es la existencia de invaginaciones de la membrana y de vesículas (Fots. 86 y 87) cuya función y origen es cuestionable, pero que nosotros creemos entrever que pudieran ser la base morfológica de un posible mecanismo trófico. Por otro lado, hemos encontrado estas invaginaciones quizá de forma aún más marcada en las caras laterales de la célula (Fots. 90 y 91).

Así pues, a la vista de los hechos citados tenemos que considerar, como apuntan Vinnikov y Titova (1964), la posibilidad de una misión trófica de esta célula, y quizá aún más, considerar su posible influencia en el metabolismo hidroiónico. En este último sentido, queremos hacer hincapié en el dispositivo que ha dado su nombre a estas células, las falanges de Deiters. Las prolongaciones falángicas poseen una sugerente asociación de microvellosidades, bañadas por endolinfa y con un eje rico en microtúbulos. Los estudios de Edstrom y Mattsson (1972) sobre células ganglionares del ciático, demuestran que los microtúbulos, y así lo confirma Peters (1976), constituyen vías de transporte de sustancias. Viene ahora al caso, por lo tanto, el preguntarse sobre la entidad fisiológica del eje microtubular de la prolongación falángica. Creemos, por nuestra parte, que el eje de microtúbulos asociado a microvellosidades, vesículas y no pocas vacuolas y cisternas hialoplásmicas, debe tener, aparte de una misión de sostén, siempre discutible, una misión quizá relacionada con el metabolismo

iónico o quizá energético de las estructuras neurales del órgano de Corti. En apoyo de todo lo dicho, no podemos dejar de citar los estudios de Hama y Saito (1977). Estos autores, que estudian con criofractura las uniones entre las células de Deiters, a las que refieren como "gap-junctions" muy extensas, encuentran que estos complejos de unión constituyen en este lugar, como en otros, un efectivo acoplamiento iónico y metabólico, aportando un medio ambiente adecuado a las células receptoras. Es evidente que este ambiente iónico viene a estar creado, en el caso de la hendidura subsináptica, por el material cementante lipídico, y, en el caso de las fibras, por las uniones que la prolongación de la célula establece consigo mismo y que ya antes mencionamos.

CELULAS DE SOPORTE

El sistema celular de soporte del órgano de Corti viene a estar clásicamente constituido por las células de Deiters y las de los pilares (Kolliker, 1852; Held, 1926; etc.).

Como es conocido, los hechos que conducen a asignar a estas células su misión de soporte son fundamentalmente, su disposición con arreglo a las células ciliadas y a la membrana basilar, así como las características de su citoplasma, que provisto de una serie de elementos clásicamente considerados como proveedores de rigidez a las células (microtúbulos, microfilamentos, etc.), dan una imagen siempre sugerente de un sistema celular de soporte. Re-

visada la bibliografía referente a la mecánica del órgano de Corti (Iurato, 1960; Angelborg y Engstrom; 1973, Smith, 1975; Kimura, 1975; Vinnikov y Titova, 1964; etc.), hemos encontrado la carencia, por parte de los diversos autores que han tratado el tema, de una revisión a fondo de la morfofuncionalidad de estas células a la luz de los actuales hallazgos sobre el citoesqueleto y sistemas de anclaje celular. En realidad, la tipificación de estos últimos constituye un hecho trascendente a la luz de los recientes hallazgos sobre dinámica celular. Si se repasa lo comentado en el capítulo de resultados sobre las uniones que contraen las células de Deiters y los pilares, queda claro que existen una multiplicidad de contactos; así, las microfotografías 66 y 85 ilustran una unión con espacio extracelular de 2 a 3 nm. , ocupado por un material denso y que repetidamente se ha tipificado como unión comunicante. Es bien conocido (Loewenstein , 1977) que estos dispositivos son absolutamente decisivos para el acoplamiento eléctrico y metabólico entre las células, pero su valor mecánico es poco menos que nulo. Lo mismo cabe decir de las uniones apicales (Fots. 75 y 94), que corresponden a contactos ocluyentes, es decir, estructuras con una conocida capacidad de cierre del espacio intercelular pero sin valor mecánico alguno. Este punto, sin embargo, puede objetarse en el sentido de que muchas de estas uniones presentan en el órgano de Corti (pero no en los restantes territorios de la economía, Gilula, 1975), unos densos refuerzos sobre los que

finalizan, en algunos casos (Fot. 65), los gruesos haces de fibrillas citoplásmicas. Sobre este punto, sin embargo, insistiremos más tarde, una vez comentado el valor funcional de estas últimas.

Por fin, el tercer tipo de unión, ilustrado en las microfotografías 72, 63, 64, 68, 85 y 87, está integrado por un dispositivo de longitud variable, pero cuya estructura es altamente constante. Se trata de lugares donde las células están separadas por un espacio intercelular constante, de 15 - 20 nm. de anchura, electrolúcido y homogéneo; a ambos lados de las membranas celulares, se disponen, en forma de condensaciones lineales, un material denso, homogéneo o finamente fibrilar, que se pierde insensiblemente en el seno del citoplasma circundante. Este tipo de unión corresponde exactamente a una intermedia (zónula adherente, desmosoma en banda), aunque no podemos excluir que se trate de fascias (no zónulas) adherentes, ya que no hemos podido determinar la extensión de las mismas. En cualquier caso, si son distintas de los clásicos desmosomas (desmosomas maculares, máculas adherentes), distinción ésta que, como veremos, es importante. De hecho, las diferencias entre uniones intermedias (Farquhar y Palade, 1963; Kelly, 1967; Fawcett y McNutt, 1969; Staehelin, 1974) por un lado y desmosomas por otro (Kelly 1966; Staehelin, 1974), son prominentes, y solo se pueden considerar como tales desmosomas aquellos dispositivos con hendidura intercelular de 30 a 35 nm. rellena de material denso condensado en el cen-

tro (en las uniones intermedias la hendidura es de 15 a 20 nm. y vacía). Además, los refuerzos citoplásmicos en el desmosoma son piramidales (no lineales), de contorno liso (no dentado, Fot. 87) y homogéneos (no de textura fibrilar).

Esta serie de datos permite distinguir claramente las uniones intermedias de los desmosomas, que, propiamente hablando, solo aparecen con carácter eventual en algunos lugares de la membrana reticular (Fot. 94). Esta distinción quizá parezca ociosa, por cuanto que ambas uniones parecen tener un carácter puramente mecánico. Sin embargo, esta identidad funcional es más aparente que real, y, de hecho, cuando se emplean métodos de estudio adecuados (fijación a pH bajo, marcaje con meromiosina pesada, etc.), hay diferencias importantes. Así, se ha encontrado (Kelly, 1967; Fawcett y McNutt, 1969; Ishikawa et al., 1969; Tilney y Mooseker, 1971). que las uniones intermedias están siempre asociadas con filamentos de F-actina (invisibles con las técnicas de preparación convencional), en tanto que los desmosomas lo están con los filamentos intermedios y microtúbulos no contráctiles del citoesqueleto. Evidentemente, esta relación establece importantes datos nuevos, que han llevado a la consideración (Stahelin, 1974) de las uniones intermedias como lugares donde los estímulos mecánicos generados en una célula (bien de forma endógena o bien en respuesta a un estímulo extracelular) se transmiten a la vecina. Esta transmisión ocurre también en los desmosomas,

pero sería, en este caso, de carácter pasivo, es decir sin modulación alguna de la deformación mecánica sufrida inicialmente por la célula. Por lo demás, y ante la enorme importancia que posee el sistema F-actina tanto en las células musculares como no musculares (Ishikawa et al., 1969; Pollard y Corn, 1971; Mc Clain et al., 1977; Allred y Porter, 1979), parece obligado hacer unos comentarios generales sobre el mismo (sobre el citoesqueleto, en realidad), antes de abordar su significación potencial en el receptor auditivo.

El citoesqueleto, un concepto introducido por Porter (1966), es un conjunto de formaciones fibrilares que se extiende por todo el citoplasma, y que estaría formado por microtúbulos (23 nm., integrados por tubulinas), microfilamentos (4 a 7 nm., integrados por actina y miosina) y filamentos intermedios (10 nm.). Estos últimos elementos no están aún bien caracterizados, aunque parece ser (Davies et al., 1977) que son capitales para el funcionamiento de los microfilamentos. El funcionamiento conjunto de todo el sistema no es aún del todo conocido, aunque quizá el modelo más fácil de comprender, y desde luego el generalmente admitido, es el propuesto por Nicolson, Poste y Ji (1977 A); según estos, los microfilamentos jugarían un papel capital en la emisión de pseudópodos, mediando con su contracción, los cambios físicoquímicos del gel hialoplasmico conocidos desde los trabajos antiguos de Allen (1961) en la ameba. Además de esta función, excelentemente revisada por Allred

y Porter (1979), los microfilamentos tendrían otra no menos decisiva, ya que a través de las proteínas tipo espectrina asociadas a la cara interna de la membrana celular (Steck, 1977), influirían en la movilidad lateral (y por tanto en la función) de las proteínas intrínsecas, tanto glico como lipoproteínas. Esta acción, excelentemente documentada en los procesos de reconocimiento molecular mediados por glicoproteínas opera igualmente para las proteínas de los ionóforos (Metcaff y Warren, 1977), un dato que, como se comentará luego, puede ser altamente decisivo para el problema que nos ocupa. Por otro lado, el sistema actina-miosina de los microfilamentos es claramente dependiente tanto de los microtúbulos como de los filamentos intermedios (Nicolson et al., 1977 B), un hallazgo obtenido a partir de los análisis sobre adhesividad disminuida de las células neoplásicas. Este hecho, y la consideración general de microtúbulos y filamentos intermedios como estructuras de transporte, pero también como responsables del estado mecánico de la célula (rigidez, etc., Porter, 1966), puede ser relevante a la hora de interpretar el comportamiento de los pilares y células de Deiters.

Efectivamente, y aunque no podemos asegurar de forma incontrovertible la naturaleza de las formaciones fibrilares de estas células, por no disponer de los medios óptimos (meromiosina pesada, etc.), es lógico pensar que rija la norma general vigente en el resto de las células de la economía, y que es la anteriormente expuesta. Si aceptamos

esta premisa, hay que admitir que todas las células del sistema de soporte están unidas por dispositivos de transmisión modulada de señales mecánicas, una afirmación que se basa en la existencia de múltiples uniones intermedias (este es un hecho evidente, Fots. 62,63,64,68,85,87), y en la interpretación funcional de las mismas en otros lugares (v.s.). En otras palabras, la energía mecánica aplicada por la basilar en los polos inferiores se transmitiría al resto del sistema, y a las células ciliadas, tectoria, etc. después de sufrir una variación de acuerdo con la actividad endógena de las células. Esta aseveración quizá parezca aventurada, pero por otra parte, está bien sustentada por las diferencias entre las curvas de sintonía de la basilar y de las fibras nerviosas (Weiss, 1964), como se explicará detalladamente más abajo. Por otro lado, la relación entre uniones intermedias, microfilamentos y actividad funcional de la membrana es un hecho comprobado en todos los lugares donde se ha estudiado (ver referencias en Wallach, 1979), y si se admite que las células de Deiters se comportan en sus funciones básicas (respiración, síntesis proteica, intercambio iónico, etc.) como el resto de las células del organismo, esta relación puede sentar la base para una más clara comprensión de su actividad, en especial en lo que se refiere a la génesis de los potenciales cocleares microfónicos. Este extremo, sin embargo, será analizado más adelante, ya que su comentario requiere datos que se pondrán de manifiesto en las páginas siguientes.

Es conveniente, sin embargo, hacer unos comentarios, por lo demás evidentes, sobre el poder funcional del citoesqueleto, desde un punto de vista global, con independencia de las significación que pueda tener como elemento de modulación de respuestas mecánicas e iónicas. Como vimos al tratar las células de Deiters, en el apartado anterior, existen profundas discrepancias entre la morfología del citoesqueleto de los pilares y el de estas células, que son más marcadas en el caso de las internas, en donde el hallazgo de filamentos o túbulos organizados es más que problemático. En el caso de estas células, queremos comentar un hecho que creemos de interés y que podemos encontrar reflejado (aunque no comentado) en las descripciones morfológicas de otros autores (Iurato, 1960; Angelborg y Engstrom, 1973). Se trata de que estos elementos, que presentan recios y firmes complejos de unión a nivel superficial con las células sensoriales y refuerzos densos con la membrana basilar, no presentan, en cambio, como quedó reflejado en el apartado anterior, ninguna unión de refuerzo con el polo basal de la célula sensorial. En este sentido, parece evidente que las células ciliadas, fijadas fuertemente en superficie, en el curso de una deformación segmentaria (a la que nos referiremos inmediatamente) del órgano de Corti, muy probablemente provocan un roce del polo sináptico sobre la célula de Deiters, que de este modo absorbería la energía mecánica transmitiéndola a la membrana basilar.

Lo que hemos denominado deformación segmentaria del

órgano de Corti, no es más que un concepto basado en la existencia de una zona de mayor rigidez, el área sensorial del órgano de Corti. Este segmento está provisto de áreas reforzadas (cutículas, túbulos y filamentos) y corresponden a los polos apicales de las ya descritas cabezas de los pilares, células ciliadas externas e internas y prolongaciones falángicas. Creemos que la morfología de estas estructuras, en comparación con la existencia en áreas más profundas que más laxa, provoca un desplazamiento, con las vibraciones, unitario o segmentario de todas estas estructuras. Este concepto, corresponde a una ampliación por vía del estudio ultraestructural, del concepto de "lámina reticular" de Kollicker.

REGION INTERNA

En este apígrafe, trataremos las estructuras hasta ahora no comentadas de la papila auditiva, a saber las células marginales, la habénula perforata y algunos datos sobre el plexo espiral interno, como componente importantísimo que es de esta zona, no solo desde el punto de vista neural, sino además topográfico, ya que como vimos en el capítulo de resultados, ocupa un importante espacio bajo las células marginales y junto a las de Deiters internas.

Sobre las células marginales no hemos encontrado en la mayoría de los casos, más que la simple mención de las mismas, en estudios por lo demás específicos sobre la zona. En relación con ellas, no es conocido en la actualidad el significado de la extraña proyección apical de estas células; aunque si se establece la íntima relación

de su polo basal con las fibras de la habénula perforata (Kimura, 1965), a las que, como vimos, abraza configurando una especie de criba o cedazo a través del cual discurren. Como hecho de interés, tanto para el fundamento histogénico como para las peculiaridades de la zona, queremos remarcar, que en contra de lo que se viene aceptando, la membrana basal no se interrumpe en la habénula, sino que se introduce con la prolongación basal de la célula, aflo-
rando posteriormente por el área más externa de esta estructura, para continuar bordeando el límite superior de la basilar. En conjunto, las células marginales se comportan, con respecto a las fibras nerviosas en el órgano de Corti, de igual forma que lo hace la célula de Schwann en la placa motora y, en general, de una forma que permite incluirlas, desde un punto de vista morfológico, dentro del concepto de teloglia (glia terminal), propuesto de antiguo por Tello y luego sistematizado por Del Rio-Hortega (1942). La glia terminal sería la última cubierta de la fibra nerviosa antes de penetrar en el aparato terminal, ya que de aquí en adelante estaría escoltada por formaciones de morfología diversa y específica de cada corpúsculo, a las que se viene englobando bajo la denominación de epitelio perineural (Shanta y Bourne, 1968). Esta distinción es especialmente significativa, puesto que está bien establecido (Steinbach, 1974) que es precisamente con la aparición de la teloglia, cuando la fibra nerviosa adquiere

capacidad de emitir señales codificadas como trenes de potenciales de acción. En el caso del órgano de Corti, este dato general es perfectamente coherente tanto con los hallazgos morfológicos como con los registros funcionales, que establecen que el lugar de generación de las respuestas propagadas es, precisamente, en la habénula perforata (Dallós, 1975).

La habénula perforata y su área fibroneural inmediata, el plexo espiral interno, constituyen una zona de gran interés para comprender el mecanismo general de la transmisión nerviosa en el órgano de Corti. La transcendencia mencionada de esta región solamente puede discutirse a la luz de una observación conjunta de la distribución fibrilar y, sobre todo de la sinaptología del receptor.

En virtud de muchas experiencias de denervación, tinciones específicas, etc., que no hace al caso desarrollar aquí (Engstrom, 1968, Smith y Sjostrand, 1961, Spoendlin, 1968; Bredberg, 1977, etc.), es posible concluir que la distribución de las fibras mantiene un patrón en íntima relación con su fisiologismo, pudiéndose mantener que el sistema de fibras eferentes, muy rico y ramificado para las células ciliadas externas, es un sistema convergente y, según afirma Spoendlin (1968), debe presentar un mecanismo de transmisión con sumación temporal. Por el contrario, el sistema de fibras eferentes se podría considerar según estos autores, como un sistema divergente, mostrando sumación espacial a nivel de las células ciliadas. Así pues,

a la vista de los trabajos de los autores citados, podemos concluir que el órgano de Corti presenta un grupo muy abundante de células sensoriales (ciliadas externas).

con muy poca representación de fibras sensitivas (Spoendlin, 1968, 1977, 1979, Spoendlin y Gacek, 1963, Iurato, 1964, etc.), mientras que la población de células internas recibe el 95% de la inervación aferente y tiene un sistema de inhibición mal conocido.

Spoendlin (1979), como recopilación de trabajos anteriores en los que asimila las espironeuronas de Ebner (1902) a una variedad de neuronas amielínicas y pseudomonopolares del ganglio espiral que él denomina neuronas de tipo II, concluye, tras diversas experiencias de destrucciones parciales, secciones neurales, etc., que corresponden con las fibras derivadas de las células ciliadas externas. Si añadimos al hecho antes mencionado de que las espironeuronas o neuronas tipo II corresponden a la inervación de la región externa, el estudio de secciones del nervio ^oacústico, donde solamente se encuentran un 2% de 60.000 fibras que lo componen, como fibras amielínicas (Spoendlin, 1964), se plantea una desproporción evidente entre las células ciliadas externas, tres veces más numerosas y las internas muchísimo más inervadas. En este sentido, Ryan (1975) establece que la destrucción de las células ciliadas externas ocasiona una caída del potencial de receptor de 40 dB y Dallos (1978), establece, por medio del estudio de los potenciales de receptor, que una gran proporción de ellos

derivan del sistema sensorial externo. Todo lo comentado hasta aquí, aunque rápidamente, da una idea inmediata sobre el papel de las células ciliadas externas como un sistema de modulación de las internas (Grisler, 1972), y aunque muchos autores (Smith y Sjostrand, 1961, Engstrom, 1968, etc.), no encontraron evidencia morfológica de este hecho fisiológico, Kimura (1975), Spoendlin (1973), encuentran contactos axodendríticos a nivel del plexo interno. En nuestro material afirmamos haberlos encontrado también, como se evidencia en la Fot. , aunque con un componente de vesículas densas osmiófilas muy importante, que aprovechamos para comentar de pasada el enigmático plexo adrenérgico demostrado a este nivel mediante la técnica de Falck (Falck, 1962) para catelocalaminas, por Dahlstrom y Fuxe (1964) primero y Spoendlin y Lichtensteiger (1966) después. Es evidente que sobre este aspecto de la organización funcional y la neuroarquitectura del órgano de Corti podríamos hablar extensamente, si bien, como dijimos en el preámbulo, este es un capítulo con entidad personal para requerir medios instrumentales específicos y constituir por si mismo el tema de una sola tesis doctoral.

282

REGION EXTERNA

Tal como la consideramos aquí, la región externa comprende a las células de Hensen, células de Claudius, células del surco externo propiamente dichas y epitelio de revestimiento de la prominencia espiral. Antes de exponer nada concreto sobre esta zona queremos advertir que se trata probablemente de la región peor estudiada del órgano de Corti. Las células de Hensen y de Claudius, suelen constituir, en las monografías al uso (Kimura, 1975, Vinnikov y Titova, 1964, etc.), un párrafo final de máximo 5 ó 6 líneas. Sobre las células del surco externo, desde Shambaugh (1908, 1928) hasta la actualidad, solamente Duvall (1969), que nosotros conocemos, ha centrado su atención sobre ellas, encontrándose alguna breve referencia a las mismas en los ya de por sí escasos trabajos sobre el ligamento espiral y sobre la estria vascular. Tal como vimos en la exposición de los resultados, queda claro, por

otra parte, que esta compleja y desconocida zona presenta peculiaridades morfológicas que veremos son relevantes respecto a la funcionalidad no sólo del órgano de Corti sino en conjunto de toda la escala media.

CELULAS DE HENSEN

Hasta el momento, el principal punto de interés de las células de Hensen estribaba en su posible papel como elemento para la fijación en él de la membrana tectoria, tanto en animales jóvenes (Kimura, 1966), como en adultos (Tomdorf et al., (1962). Por otra parte, de estas células se ha dicho, que poseen un citoplasma rico en agua (Werner, 1940), y que contienen gotas de grasa de gran tamaño (Hallpike, 1936). Tratando de investigar en la bibliografía en busca de una posible función hipotética para estas células, aparte de sus posibilidades iónicas, comentadas por diversos autores (Kimura, 1975; Vinnikov y Titova, 1964); de forma inespecífica, no hemos podido encontrar argumento alguno en relación con el importante contenido en lípidos de estas células. Efectivamente las microfotografías 104 (a y b) muestran los resultados de la tinción del órgano de Corti, mediante colorantes selectivos para las grasas. La positividad a estas reacciones para una banda que coincide con la situación de las células de Hensen, resultó ser muy evidente. Pero llama quizá más la atención en las imágenes citadas, el hecho de que estos elementos guarden una distribución espiral constante en varios animales estudiados con estas técnicas. De este modo, como comentamos en el ca-

pítulo de resultados, en la espira basal no existen inclusiones lipídicas. La forma de la acumulación en el hialoplasma (Fot. 103), así como la observación, por primera vez, de un proceso activo de secreción (Fots. 106, 107, 108, 109 y 110), obligan a especular sobre cuál es el significado de un proceso con una distribución espiral tan constante y un mecanismo de secreción tan inusual como el que concurre en estas células. Es evidente que podemos recurrir, y es lo primero que viene a la cabeza, a la posible función mecánica de estas células. Es cierto, como acabamos de decir, que la membrana tectoria se sitúa muy probablemente fijada sobre estos elementos. De hecho, lo prominente de estas células es debido fundamentalmente a las inclusiones lipídicas, ya que en espiras bajas (Fot. 74 A), las células de Hensen descienden suavemente, sin protrusión alguna, desde la tercera falange de Deiters. En este sentido, teniendo en cuenta que estas células se sitúan en el punto de máxima vibración (según Davis [1958]), que se relacionan con la inserción distal de la membrana tectoria, y que, y esto nos parece tan importante como evidente, mantienen una línea continua con la superficie del órgano de Corti, podrían tener una función mecánica. Pero esto no nos termina de explicar el porqué del proceso de secreción. En el sentido puramente estructural, los efectos que causaría una salida brusca de grasa de un segmento de células de Hensen, si aceptamos las aseveraciones de Tomdorf, Kimura y otros sobre la fijación de la membrana tectoria a estos elementos, sería un

evidente descenso de esta membrana y por tanto un mayor acoplamiento sobre los cilios. Es evidente que si consideramos, como postula Davis (1958), esta zona como de máxima vibración, las células de Hensen poseen una excelente situación para conocer el estado mecánico del órgano de Corti. De este modo, en caso de estimulaciones muy repetitivas en las que el receptor pueda llegar a fatigarse, la membrana tectoria produciría un efecto mecánico más intenso sobre la estimulación del polo ciliar (ver Fig. 11). Por otro lado este aspecto justifica la carencia de estos elementos en la espira basal, donde por estar sometida a frecuencias bajas no se requeriría este mecanismo de sobreestimulación.

A pesar de todo esto creemos que no cabe duda que la expulsión de lípidos al espacio endolinfático debe, por otro lado, tener algún otro efecto sobre la escala media, al formar parte de la endolinfa los lípidos expulsados por esta célula.

CELULAS DE CLAUDIUS

Estas células, que como sabemos ocupan el espacio situado entre las células de Hensen y el comienzo del epitelio de la prominencia, poseen una peculiaridad morfológica que es común a las células de Hensen, como es la de poseer un citoplasma muy claro, que representa un elevado contenido en agua (Engstrom y Wersall, 1957). De otro lado, tanto las células de Hensen como las de Claudius poseen un tapiz de microvillis de gran densidad (Fots. 110, 112, etc.). Es evidente que lo dicho, junto a la escasez de organelas hia-

loplásmicas, conduzca a pensar , que, salvo la excepción de las uniones ocluyentes superficiales, el resto de la morfología de estas células no difieren notoriamente de la de las células iónicamente activas, descritas en otros lugares de la escala media (estria vascular, células interdentales, etc.). Por otro lado Thalman (1971), como se mencionó en el capítulo en que tratamos la permeabilidad, postula para este tipo de células un bombeo activo de iones, que se encuentra acorde con el hallazgo morfológico de que las pocas mitocondrias que posee la célula se disponen en relación con la membrana plasmática (Fot. 101).

CELULAS DEL SURCO EXTERNO

Shambaugh (1908, 1928), encontró, en el límite externo del órgano de Corti, estructuras glandulares que penetran en el ligamento espiral. Esta observación, confirmada por otros autores posteriormente (Yamamoto y Nakai, 1964); Hilding (1965), se ha mantenido como tal simple hecho morfológico hasta la aparición de los estudios de Dovall (1969), únicos específicamente encaminados a resolver el posible significado funcional de la zona.

Takahahi y Kimura (1970) estudian la zona y aportan una descripción morfológica de las células del surco externo en la que destaca un hecho morfológico, la existencia de fibrillas en estas células, que no hemos observado en nuestros casos. El hecho de que estos autores experimenten con monos, mientras nosotros lo hacemos con cobayas, no descarta una deficiente preservación de la mem-

brana basal que delimita estas células, ya que las fibras descritas por estos autores son en todo similares a las propias del corion externo.

Con todo y aparte de las descripciones más o menos completas de estos autores, se ha aplicado una diferente funcionalidad a estas células según el autor que las estudie; así, Iurato (1962), quien no acierta a hacer una verdadera delimitación de este complejo celular, le asigna una capacidad fibrogénica, que sin duda deriva de la confusión entre la misma y las células coriónicas. Para Shambaugh (1928) auténtico descubridor de la zona, la morfología que posee le hace suponerla una función relacionada con la producción de endolinfa. Esta teoría se vio apoyada posteriormente por otros autores, como Lawrence (1956), aunque este autor adopta una postura basada en un fin nutritivo de la estructura. Para otros autores la misión de la zona sería bien diferente, tratándose de un área con características fagocitarias y posibilidad de reabsorción de endolinfa (Frieandt y Saxen, 1936 ; Altmann y Waltner 1947 ; Saxen 1948); esta última idea basada en estudios con trazadores y colorantes vitales realizados por los autores mencionados, se apoya preferentemente en los datos de Yamamoto y Nakai (1969), que encuentran con microscopía electrónica, hierro coloidal en las células del surco externo y ligamento espiral tras inyectarlo en la escala media. Es evidente que el paso de este elemento hacia semejante estructura no implica que tenga que arribar por

fuerza directamente desde la endolinfa, sino que puede llegar por diferentes vías. Así pues, y en resumen, existen dos tendencias para asignarle una función a las células del surco externo, ya que hay quien ha dicho que produce endolinfa, quien piensa que por el contrario reabsorbe la perilinfa y quien opina que, por poseer fagocitosis y difusión puede ser la cloaca o vía de nutrición del órgano de Corti. Es evidente que hasta el momento, menos capacidad de transmisión del impulso nervioso, se le ha asignado todas las funciones que pueda tener una célula del oído interno, incluyendo la de soporte (Iurato, 1969).

En nuestra opinión, el análisis morfológico paciente de estas células puede llevarnos a plantear alguna reflexión quizá indicativa sobre su posible función.

Buscando posibles analogías, encontramos que, al igual que las células interdentes, estos elementos poseen un sistema canalicular profuso, que la fue descrito por Takahashi y Kimura (1970). Si comparamos tanto este elemento como la membrana basal, los microvillis intracanaliculares, la densidad hialoplásmica y distribución de las organelas (comparar fotos 13 y 14 con fotos 117 y 118). con la de las células interdentes, encontramos, con abstracción de ciertos elementos como las vacuolas intracitoplásmicas y por supuesto la proyección superficial específica de la región límbica, un cierto parecido entre ambas estructuras; tanto más, si, como hemos apuntado al hablar del corion externo, existen profundas

similitudes morfológicas entre éste y el interno. Sin establecer, en ningún caso, que esta similitud condicione una determinada función, creemos que al menos la relación de estas células con la membrana basal origina un mecanismo de filtración en cierto modo (como mencionaremos al hablar de las células interdentes) parecido al del glomérulo renal.

Por nuestra parte y únicamente como una opinión, queremos referirnos al esquema que sobre permeabilidad establecimos en capítulos anteriores. Evidentemente, en el contexto de una organización morfológica orientada al mantenimiento de una concentración de potasio elevadísima (Rauch, 1970) en contra de un gradiente no menos importante, resulta más lógico pensar en las células del surco como un dispositivo de ampliación de superficie (no olvidemos el símil que hace Duvall: " Como una mano penetrando en un molde de cera ", para conseguir un ultrafiltrado a partir del sustrato que ofrece el corion externo.

Finalmente en apoyo de lo dicho queremos comentar una peculiaridad de las células de revestimiento de la prominencia espiral. Estas células están en continuidad con la célula tipo I (superficial) de la estria vascular, con las que no muestran grandes diferencias de densidad (Fot. 121). Al igual que estas, presentan, aparte de uniones ocluyentes superficiales, vesículas micropinocitóticas y cuerpos multivesiculares (Fot. 120). Resulta llamativo el hecho de encontrar de forma constante, y en una zona por lo

demás muy celular, una banda de estroma en la zona inmediatamente basal a estas células libre de cualquier prolongación celular (Fots. 113 y 121). Una banda similar se suele encontrar en el "vas prominens" y en otras estructuras vasculares del órgano de Corti. Desconocemos, cual puede ser el significado de este dispositivo, aunque, de hecho, creemos que puede tener un importante significado cuando se relaciona con un área de las implicaciones iónicas de la cara externa de la escala media.(Fig. 8).

293

EPICRISIS

El propósito de éste último capítulo de la discusión es el de entresacar, de entre la multitud de datos hasta ahora expuestos, algunos que pueden ser relevantes para la concepción global del órgano de Corti y, en general, como fuente de hipótesis y enfoques nuevos sobre el confuso problema de la audición. Este ensayo, por su misma naturaleza, ha de ser un tanto especulativo, ya que en él no se persigue la interpretación de hechos morfológicos concretos sino, al contrario, una generalización de conocimientos que ofrezca una perspectiva general.

Con este criterio de abstracción, quizá la primera operación sea aislar lo que, en nuestra opinión, son los dos compartimentos básicos de la rampa media, o, si se prefiere la terminología actual (Goldstein, 1974), de la periferia auditiva. Estos dos compartimentos pueden delimitarse perfectamente recurriendo, como ya se ha hecho anteriormente, al artificio de seguir el recorrido de la membrana

basal; de esta suerte nos aparece un área completamente encapsulada por la misma y netamente diferenciada, al menos morfológicamente, de las adyacentes. Obviamente, puede arguirse que la basal desaparece a nivel de la estria vascular, pero este hecho no interfiere excesivamente la consideración teórica planteada, por cuanto que es posible que se trate de un enmascaramiento debido a la extraordinaria complejidad citoarquitectónica de la estria. Si, por el contrario, seguimos la norma de Cajal de analizar los hechos cuando aún no son tan complejos, es decir, en embriones y recién nacidos, podemos encontrar (Kimura y Schuknecht, 1970) que la basal reviste la cara no endolinfática de las células tipo I (oscuras superficiales) de la estria. Aunque, como ya se ha comentado, este hecho no puede aseverarse de forma incontrovertible en el adulto, ello no obsta para, en una primera aproximación de índole conceptual, considerar a estas células tipo I, junto con las endolinfáticas de la membrana de Reissner, interdentes, células del surco interno, mitradas, marginales, Deiters, pilares, ciliadas, Hensen, Claudius, células del surco externo y de la prominencia espiral externa, como integrantes de un epitelio de revestimiento de una cavidad (espacio endolinfático); otros datos, tales como la existencia de uniones intercelulares, la ausencia de vasos o la presencia de nervios permiten satisfacer ampliamente los postulados clásicos de Heidenhein (cit. Levi, 1941) para encuadrar un tejido como epitelial, tanto más cuanto que la procedencia histogenética es, según

los criterios del histólogo de Tübingen, irrelevante.

Otro problema, más árido, es el de dilucidar exactamente la naturaleza del tejido que rodea la basal. Realmente, y en atención a su localización, habría que admitir que se trata de un tejido conjuntivo, y, de hecho, muestra vasos, sustancia fundamental, metaplasmas fibrilares y células de contorno estrellado. Aunque así expuesto el asunto parece sencillo, las complicaciones comienzan a aparecer cuando se intenta profundizar más en cada uno de los elementos. Así, las células (Fots. 8,10,11,12) poco o nada, tienen que ver con los fibroblastos (o con los fibrocitos), y mucho menos aún el componente fibrilar, que en modo alguno es equiparable a ninguna de las fibras conectivas conocidas hasta ahora. Aunque los datos histoquímicos y bioquímicos disponibles (Hamilton, 1967; Iurato, 1962) parecen sugerir que se trata de escleroproteínas emparentadas con la queratina, no estamos en condiciones de afirmar taxativamente este extremo. Por lo demás, los intentos de averiguar la génesis de estos elementos han sido totalmente infructíferos en el adulto, aunque es posible que el análisis histogenético (Gil Loyzaga, trabajo en curso) ofrezca mayor información en este sentido. En suma, pues, se trata de un tejido absolutamente peculiar, tanto que un histólogo del prestigio del Prof. Donald Fawcett lo rebuta, incluso en un texto para estudiantes (pág. 943), como absolutamente específico y, en lo que a su componente fibrilar se refiere, como único en el organismo. Se trata, por tanto, de un

asunto que requiere una profunda investigación, pues aunque es obvio que ha de tener una misión mecánica (al menos en la membrana basilar) y trófica, la pormenorización de estas funciones es, en los momentos presentes, poco menos que imposible, tanto más cuanto que los escasos datos que tenemos son un tanto sorprendentes.

Quizá, de entre ellos, el más significativo es el que se refiere a la supuesta misión nutricia, pues aunque sustentada por el sólido argumento de que aquí residen los únicos vasos de la escala media, dista mucho de estar bien establecida. De hecho, los análisis histofuncionales sobre intercambio capilar (Duvall et al., 1970), demuestran una marcada impermeabilidad a los trazadores ordinarios (peroxidasa), recordando, en cuanto a su comportamiento, los vasos de la barrera hemato-encefálica. Este paralelismo, que tiene una base morfológica establecida en las páginas precedentes, plantea un serio problema a la hora de evaluar el significado de los vasos y, en general, del tejido que nos ocupa. En efecto, estamos ante un tejido de permeabilidad vascular restringida aunque, sin embargo, es altamente permeable a la perilinfa circundante, como demuestran los estudios con ferritina (Hinojosa, 1972). Claro que es posible suponer que las células, que en muchos casos están en contacto con los vasos (Fots. 10, 124, 144, 147), sean las que potencian los intercambios vasculares, vertiendo luego al espacio extracelular las sustancias captadas. Sin embargo, conocemos que el valor energético de los humores

extracelulares del órgano de Corti es escasísimo (Thalman, 1975), con lo cual el último recurso es admitir que los nutrientes siguen una vía transcelular, como ocurre en el sistema nervioso central. En este sentido, es de destacar que estas células están conectadas, sobre todo en las zonas muy vasculares (corion externo y zona vasculo-epitelial del limbo), mediante amplias uniones comunicantes (Fots. 12, 123), cuyo valor en el intercambio metabólico es conocido desde los trabajos de Potter, Furshpan y Lennox (1966). Este dispositivo, que está esquemáticamente representado en la Fig. 10, y que posiblemente sea también válido para las transferencias iónicas (v.s.), obliga a suponer que todo el trofismo del órgano de Corti ocurre a través de la estria vascular, aunque, en este sentido es de destacar que el producto de la actividad de esta estructura, i.e., la endolinfa, tiene un mínimo valor nutritivo (Thalman, op.cit.). Como se ve, por lo tanto, el tejido circundante al epitelio dista mucho de ser bien conocido, y si sus características mecánicas son enigmáticas, las tróficas, como acabamos de ver, no lo son menos. Evidentemente, se trata de un territorio muy insuficientemente estudiado, pero en el que reside un aspecto de la audición, el trofismo del receptor, cuya importancia, sobre todo en el terreno de la patología, es difícil de exagerar.

Una vez comentado esto, pasemos a analizar en conjunto el componente epitelial, donde los conocimientos, aunque confusos, no son tan decepcionantes como los hasta aho-

ra expuestos. En realidad, la aplicación del esquema general de los receptores (Loewenstein, 1969) al epitelio de la escala media, ha simplificado un tanto las cosas, ya que basta encontrar la expresión local de los escalones básicos del proceso (cambio de permeabilidad inducido por el estímulo, transferencia de cargas, potencial generador, potencial de acción) para tener una visión secuencial del mismo. Dentro de las múltiples teorías elaboradas sobre este patrón, quizá la que mas honorablemente se aproxima a la realidad, y desde luego una de las más aceptadas, es la de Dallos (1973 , 1975); de acuerdo con la misma, la energía mecánica, vehiculada por la onda viajera de von Békésy, se transmitiría a las células ciliadas a través de los cilios, que se incurvarían (en realidad, parece que el movimiento ciliar es pivotante, Flock et al., 1977) según el movimiento diferencial de la membrana reticular respecto a la tectoria(o según el movimiento de la endolinfa en el caso de las células ciliadas internas, (Lim , 1972). Este desplazamiento ciliar induciría en la membrana celular un incremento en la permeabilidad al potasio (quizá favorecido por una eyección súbita de este ión desde la tectoria, v.s., Fig. 10), y con ello una transferencia de cargas (corriente de generador) que a su vez induciría un potencial de acción en la habénula (primer nodo de Ranvier del sistema).

Evidentemente, el esquema está basado, de forma capital, en la antigua teoría de las baterías de Davis (1965) de la que, por otro lado son también modificaciones al resto de las ideas al uso (Honrubia y Ward, 1970; Johnstone, 1971). La teoría de Davis, que hay que comentar obligadamente por cuanto las restantes se refieren a ella, postula que los potenciales descritos por von Békésy (1960), a saber, el potencial de reposo endolinfático (+ 80 mv.) y el potencial del órgano de Corti (- 80 mv.) se explican considerando la existencia de dos baterías dispuestas en serie, una en la estria vascular (fuente del potencial endococlear positivo) y otra en las células ciliadas (potencial de reposo intracelular negativo). Entre estas dos baterías fluiría, a través de la membrana reticular, una corriente, evidentemente dependiente de la impedancia de dicha membrana. La estimulación sonora induciría, por un mecanismo desconocido, una variación de dicha impedancia, y, por ende, una modulación del flujo de corriente que sería el responsable de la electrogénesis inicial en general y de los cocleares microfónicos en particular. El mecanismo desconocido según el cual la energía mecánica varía la impedancia ha sido atribuido (v.i.) a la tectoria y al aumento de permeabilidad de la membrana apical de las células ciliadas, si bien creemos que los hechos son algo más complejos y, desde luego, dignos de más extenso comentario por cuanto que, como se verá, existen bases morfológicas que brindan al menos con carácter tentativo, otras posibilidades no menos sugestivas. An-

tes de referirlas, es decir, antes de afrontar el sustrato anatómico de las variaciones del potencial endococlear es pertinente, sin embargo, detenerse unos instantes en el análisis de la génesis y mantenimiento del mismo, pues es posible que este ejercicio nos conduzca a una nueva perspectiva sobre el significado de no pocas células del receptor acústico.

El potencial de reposo positivo, descrito por von Békésy (1960) en el espacio endolinfático se ha atribuido, clásicamente al bombeo activo, contra gradiente electroquímico, de iones potasio por parte de la estria vascular (ver referencias en Eldredge, 1971; Rauch, 1971; Dallos, 1975; Thalman, 1975); otras estructuras, en especial la membrana de Reissner, colaboran también activamente en este sentido, y parece que la misión fundamental de esta membrana no es otra que mantener la diferencia de potencial entre el espacio endolinfático y la rampa vestibular. Los estudios de Prazma (1969 a,b), Mnich (1971), Ross (1978), Konishi, Hamrick y Walsh (1978), por solo citar los más recientes, indican que, al igual que en la estria vascular, se trata de un mecanismo de bombeo activo de potasio, si bien es posible que el transporte por endocitosis juegue un papel complementario, quizá a modo de "buffer" iónico (v.s.). Por lo demás, el resto de las estructuras de la rampa media también deben de participar, aunque sea pasivamente, en este proceso, y, de hecho, es imprescindible, al menos teóricamente, que la cara inferior del espacio endolinfático

sea una barrera importante a la libre difusión iónica. En realidad, hoy parece evidente, contra lo que se pensó clásicamente, que el líquido que rellena el tunel de Corti y los espacios de Nuell no es endolinfa, sino un líquido tan distinto de la misma, al menos iónicamente, como para que la diferencia entre ambos sea de 60-80 mV (Rauch, 1971). A este líquido se le denominó, originariamente, cortilinfia (Engstrom, 1958), pero dado que no existe prácticamente diferencia de potencial entre el mismo y la rampa timpánica (Rauch, 1971) y que los intercambios de trazadores entre esta y el tunel presentan los caracteres de libre difusión (Angelborg y Engstrom, 1973), parece más lógico admitir que se trata de perilinfa, tanto mas cuanto que no existen (v.s.) bases morfológicas para suponer que haya un impedimento al libre intercambio entre el espacio infraciliar del órgano de Corti y la rampa timpánica. Resulta, por lo tanto, que la estructura que realmente regula la difusión libre de iones es la cara superior del órgano de Corti, donde si existe un mecanismo de bloqueo de la misma, representado por las uniones ocluyentes repetidamente comentadas. Estas uniones, además, tienen, como promedio, 5-6 puntos de fusión de membranas, lo que permite, de acuerdo con los datos de Claude y Goodenough (1973), considerarlas como sumamente eficaces en este proceso de control iónico, tanto por lo menos, como las del tubo contorneado distal de la nefrona (Claude y Goodenough, 1973).

Todos estos datos indican que, junto a la estria vascular y membrana de Reissner, es necesaria, para el mantenimiento del potencial de reposo (i.e., para que se cumpla la teoría de las baterías de Davis), una determinada configuración de la cara superior del órgano de Corti, un dato que, además, está avalado por los análisis sobre maduración de Bosher y Warren (1971). Estos autores han demostrado que la aparición del potencial endococlear es posterior a la maduración de los mecanismos electrogénicos de la estria vascular, y aunque esta concentración se activa desde los 8-10 post partum (datos obtenidos en la rata), no es hasta los 16 días que aparece el potencial positivo. Este hecho corre paralelo con la finalización del desarrollo de las células de Hensen y Claudius, y, en general de todas las células que se apoyan sobre la basilar. Claro es que puede argumentarse que el potencial solo aparecería cuando se modelasen las uniones ocluyentes, pero se conoce (Fernandez e Hinojosa, 1974) que estas uniones ya están perfectamente conformadas en el nacimiento, por lo cual hay que admitir que existen otros factores. En realidad, los citados de Bosher y Warren, al hablar de maduración, no aluden tanto a las uniones como a cambios en el volumen celular, población de organoides, etc. Por lo demás, este cúmulo de datos, que parece indicar una participación activa de las células no ciliadas del órgano de Corti en la génesis del potencial endococlear, es altamente concordante con el modelo propuesto por Johnstone (1971), quien considera que todas estas células, y en espe-

cial las interdentes, células del surco interno, marginales, células de Deiters, de Hensen y de Claudius, están implicadas en estos mecanismos siguiendo el patrón básico de los epitelios de alta resistencia eléctrica. Estas células, por lo tanto, tendrían un citoplasma química y eléctricamente "transparente", es decir en equilibrio Donnan con la endolinfa, en tanto que las bombas iónicas residirían, como en otros epitelios de alta resistencia (Ziegler, 1977), en las caras basales y laterales de la célula. Evidentemente, esta consideración permite comprender tanto el carácter electrolítico de estos elementos, cuyo hialoplasma parece estar embebido de agua (Fots. 17,22,23,28,34,42,85,87,90, 100,101,112,115) como la localización basolateral de las mitocondrias (Fots. 17,22,23,28,34,35,85,101), que se dispondrían, como en otros órganos, en los puntos de bombeo activo.

Estos datos, y los discutidos anteriormente al hablar del limbo espiral, permiten sustentar de forma relativamente sólida la concepción de todas estas células como componentes del sistema de mantenimiento del potencial de reposo, y permite, sobre todo, comprender el significado de las uniones comunicantes que existen entre todas ellas. Si pensamos que estas células han de bombear iones de forma coordinada, estas uniones, cuya significación en el acoplamiento iónico está fuera de duda (ver revisión de Staehelin, 1974), serían el sustrato anatómico para esa coordinación, de suerte que el epitelio de la rampa media (con la excep-

ción de las células ciliadas) funcionaría, iónicamente hablando, como un sincitio: Esta consideración, por lo demás, no es en modo alguno una hipótesis revolucionaria, puesto que existen multitud de ejemplos de este fenómeno en la economía (miocardio, tejidos embrionarios, etc.).

Una vez analizado el papel de los elementos "intersticiales" en el mantenimiento del potencial positivo de Bekesy, pasaremos a considerar las variaciones del mismo y el papel que en ellas puede jugar el epitelio de la rampa media. Como se expuso anteriormente, la estimulación sonora induciría una variación del mismo a través de una variación en la impedancia de la membrana reticular, que sería el primer evento de la electrogénesis auditiva. Mas aún, se conoce (Davis, 1959) que estas variaciones en el potencial ocurren de forma precisa, de suerte que éste tiende a equilibrarse con el de la perilinfa cuando la rampa media es deflexionada hacia la rampa vestibular, generando entonces una transferencia de cargas (salida de potasio del espacio endolinfático) útil para la producción posterior de un electrón generador. Por el contrario, la deflexión hacia la rampa timpánica incrementa el potencial de reposo y no tiene efecto sobre las terminaciones nerviosas. Este hecho obliga a admitir la existencia de un mecanismo que permita la discriminación de la variación eléctrica en función del sentido de desplazamiento mecánico, es decir, obliga a admitir la existencia de una polarización morfológica del receptor.

La polaridad morfológica ha sido establecida más allá de toda duda en el caso del vestíbulo (Flock, 1971), estando allí referida a la existencia de un quinetocilio en el vértice del penacho de estereocilios. En el órgano de Corti, y por extensión, se admite ordinariamente que los hechos son iguales, de suerte que el centriolo de las células ciliadas serviría como punto de referencia. De esta forma, la aplicación de un estímulo mecánico (endolinfa o tectoria) en el sentido externo-interno tendría un efecto iónico opuesto a un estímulo en el sentido interno-externo (para más datos sobre este proceso, ver Flock, 1971). Obviamente, este ingenioso esquema permite explicar una serie de hechos, pero en cambio es altamente insuficiente para otros. Así, existen especies de animales, como el gato (Spoendlin, 1970), en las que no existe cuerpo basal, aunque puede argumentarse que, en realidad si el penacho ciliar está polarizado (W ciliar) este dato es irrelevante. Sin embargo, existen imágenes (Fots. 38,76,83) altamente sugestivas de que el patrón en W no es en modo alguno constante, ya que no lo presentan ni las ciliadas internas ni las hileras segunda, y sobre todo, tercera de las ciliadas externas, en especial en espiras altas. Sin embargo, la objeción mas enérgica se debe a la reciente demostración, por el mismo Flock (Flock et al., 1977), de que el movimiento ciliar no ocurre en la dirección interno-externo sino más bien en la dirección superior-inferior, lo que invalida un tanto el valor funcional de la polaridad en sentido radial. Por otro lado, esta polaridad

radial tampoco es demasiado útil para explicar las variaciones eléctricas específicas subsiguientes a desplazamientos en sentido inferior-superior o viceversa (Davis, 1959). Todo este cúmulo de datos hace pensar que, junto a la polaridad radial clásica del órgano de Corti debe existir otra segunda referida al eje supero-inferior. En este sentido, es posible que el comentario de nuestros datos morfológicos, a la luz de recientes hallazgos de la biología celular básica aclare un tanto el panorama.

Efectivamente, el análisis del sistema de soporte brinda algunas sugerencias en este sentido. Como ya se ha discutido en páginas precedentes, este conjunto celular (pilares y células de Deiters externas) bien puede considerarse como un factor de modulación de la energía mecánica, y, obviamente puede mostrar un comportamiento bifásico, de suerte que el desplazamiento de la basilar (y de la rampa media) en un sentido tendría sobre el citoesqueleto de estas células un efecto (contracción o distensión) contrapuesto al desplazamiento en sentido inverso. Mas arriba hemos comentado las razones que fundamentan esta hipótesis, por lo que sería ocioso repetirlas de nuevo. No está de más, sin embargo, llevar el razonamiento hasta sus últimas consecuencias y ver si ello nos redanda algún beneficio. Así, parece mas que posible (Unanue y Karnovsky, 1973; Berlin et al., 1974; Bretscher y Raff, 1975; Edelman, 1976; Nicolson, 1976; Nicolson y Poste, 1976; Nicolson et al., 1977 a y b) que

la dinámica del citoesqueleto influya de forma decisiva en la actividad y localización de las proteínas de la membrana celular, y no hay que olvidar que está fuera de duda que entre estas funciones se encuentra el transporte de multitud de sustancias y, entre ellas, aniones y cationes (ver revisiones sobre este punto en Juliano, 1973; Steck, 1974, 1977; Wallach, 1977, 1979). Este concepto es importante, por cuanto que obliga a considerar, junto al papel mecánico, un efecto bioeléctrico en la estimulación del sistema de soporte por la basilar. Así, cuando esto ocurre, junto a la deformación mecánica transmitida a las zonas vecinas, puede suponerse que existe una translocación de los transportadores iónicos de la membrana y, por lo mismo, un cambio de impedancia en la superficie mundial de las expansiones falángicas, creandose un pozo de cargas complementario al que aparece en los cilios como consecuencia de la interacción de estos con la tectoria. Este potencial, evidentemente, no va a conducir a ningún tipo de electróno generador, ya que no existe estructura sináptica adecuada; en cambio, va a estar intimamente relacionado con el tipo de estímulo mecánico (i.e., acústico) y, eventualmente, puede colaborar, a través de una modificación del ambiente eléctrico general de los espacios de Nuell y tunel de Corti, en la modulación de la descarga nerviosa. Naturalmente, estos caracteres (paralelismo con el tipo de estimulación, etc.) son los específicos de los potenciales cocleares microfónicos, fenómenos mal conocido (ver una excelente revisión en Eldredge, 1971)

y escasamente interpretado, quizá por el afán de localizarlos en el sistema neurossensorial. Por lo demás, y sin afirmar en modo alguno que los microfónicos estén relacionados con el sistema de soporte, no parece descabellado manejar esta posibilidad como hipótesis de trabajo, pendiente de estudio fisiológico.

El estudio profundo de este sistema de soporte, al que hasta ahora se ha concedido escasa atención, nos puede ilustrar, además, sobre una importante serie de hechos, esta vez de índole estrictamente mecánica. Ya se ha mencionado en un capítulo precedente que la vibración de la basilar, vehiculada a través de estos elementos, puede ser modulada por los mismos, atendiendo tanto a las características físico-químicas del citoesqueleto (elasticidad, etc.) como a la dinámica del mismo. Esta modulación, además, se transmitiría a las zonas vecinas a través de las uniones intermedias (v.s.), con lo cual, y con independencia de que se acepte para el movimiento de la basilar la teoría de Helmholtz, (1868), Bekesy (1960) o Voldrich (1979), significaría un efecto de propagación de la energía mecánica, de suerte, que para un estímulo dado, el área oscilante sería mayor en la membrana reticular que en la basilar. Esta consideración, a reserva de comprobación funcional, es perfectamente coherente con la discrepancia entre las curvas de sintonía de la basilar y de las fibras nerviosas (Weiss, 1969). Efectivamente, cuando se representa el número de descargas nerviosas según la variación de frecuencia (con intensidad cons-

tante) se obtiene una gráfica en meseta (curva de sintonía neural), en tanto que si la operación se efectúa utilizando oscilaciones de la basilar (frecuencias), la gráfica solo muestra un punto de inflexión. En otras palabras, las fibras nerviosas responden igual a una banda amplia de frecuencia, en tanto que la basilar presenta una respuesta más puntiforme. Esta discordancia obliga a pensar, que existe un dispositivo que transmite las vibraciones, tal y como, precisamente, se ha postulado anteriormente sobre bases morfológicas, para el sistema de soporte. Que este sea o no el sustrato morfológico de este fenómeno, cuya importancia como mecanismo de discriminación es evidente, es algo que no podemos aseverar incontrovertiblemente con la metodología empleada, pero, en cualquier caso parece una idea digna de explorarse. Por lo demás, las posibilidades que brinda, en este sentido, el análisis del sistema de soporte, son increíblemente sugestivas. Así, esta acción moduladora, que en el caso de las ciliadas externas puede ser clara, no lo es en absoluto para las ciliadas internas, cuyas células de sostén no tienen un citoesqueleto tan complejo, ni asientan sobre la basilar y solo están conectadas con el sistema de soporte a través de una fascia adherente establecida sobre el pilar interno. Puesto que es bien conocida la diferencia de comportamiento entre células ciliadas internas y externas ante un mismo estímulo (ver referencias en Rauch, 1971), no cabe duda que, por este camino, nos podemos incluso adentrar en los complejos procesos de excitación dife-

rencial y discriminación del receptor. Sin embargo, esta línea de pensamiento ha de posponerse hasta que los estudios en curso en nuestro laboratorio (Dra. Bullón) sobre la organización neural estén concluidos.

En resumen, y con el fin de no alargar excesivamente esta epicrisis, podemos considerar al epitelio de la rama media como un dispositivo multicelular en el que concurren tres flujos de información distintos. El primero, que estaría dispuesto en sentido paralelo a la basilar, sería de carácter iónico, mediado por las "gap-junctions" que conectan todo el epitelio, y destinado a proporcionar una condición de reposo homogénea. El segundo, sería de carácter mecánico, vehiculando, a través del sistema de soporte y de sus uniones intermedias, la energía vibratoria transmitida por la basilar, para crear un ambiente iónico y un grado de deformación correctos para el proceso de transducción. Este último aparecería en el tercero de los sistemas propuestos, que tendría disposición axial respecto a los anteriores y estaría representado por el conjunto tectoria-cilios-polo sináptico-habénula perforata.

Esta proposición es, evidentemente, excesivamente simplista y, por su carácter abstracto, no es sino una herramienta para continuar la profundización en los aspectos ortológicos, onto- y filogenéticos, del receptor acústico. Es también altamente especulativo, ya que está construido sobre generalizaciones funcionales cimentadas en hechos morfológicos; esto, sin embargo, es rancia tradición científica

y, de hecho, si se recuerda la historia de lo más importante de las contribuciones de la ciencia biológica española (ley de la polarización dinámica de Cajal), no parece que este tipo de inferencias de índole morfo-funcional hayan de ser, a priori, minusvaloradas.

3/3

RESUMEN Y CONCLUSIONES
=====

Se han estudiado con microscopía electrónica de transmisión y barrido las cocleas de 33 cobayas homocigóticas albinas, sin pérdidas auditivas detectables electrococcleográficamente.

El material se ha procesado según técnicas personales, obteniéndose las siguientes conclusiones:-

1.- La membrana de Reissner, presenta amplias soluciones de continuidad en su cara perilinfática, en tanto que en la endolinfática las células modelan uniones ocluyentes, por lo que se considera que el efecto de barrera iónica debe residir en esta cara. Se postulan las bases anatómicas del transporte transcelular entre las rampas media y vestibular y se evalúa la transcendencia de la endocitosis en este proceso.

2.- Se efectua un análisis detallado del corion límbico, demostrando la ausencia de estructuras morfológicas a la libre difusión iónica entre este tejido y la perilinfa de las rampas vestibular y timpánica. Se describen por vez primera la existencia de extensas uniones comunicantes entre las células más internas del mismo, considerándolas, de acuerdo con este dato y con su relación vascular, como elementos de caracter trófico.

3.- Las células interdentes del limbo se describen prolijamente, haciendo especial hincapié en la significación de las vacuolas endocelulares y lisosomas, que quizá esten relacionadas con el fisiologismo iónico de la tectoria. Se describe la relación de estos elementos con las células del surco interno y se identifica un tipo celular nuevo (células mitradas) que conecta los epitelios que recubren las dos caras del limbo. Considerando el comportamiento de la membrana basal, la localización mitocondrial, la textura del hialoplasma, la existencia de uniones ocluyentes y los datos electrofisiológicos disponibles, se postula la consideración del epitelio límbico como un elemento activo en el intercambio iónico.

4.- Se describe detenidamente, por vez primera, la ultraestructura de la habénula perforata, estableciendo a este nivel el comportamiento de las células marginales y de la membrana basal, y demostrándose que existen datos para homologar provisionalmente estos elementos como teloglia.

5.- Todas las células que asientan sobre la membrana basilar, así como las de la prominencia espiral, membrana de Reissner, ciliadas, interdentes y células del surco interno, están unidas, en sus polos mundiales por uniones ocluyentes mostrando una fuerte emisión de microvillis (excepto las interdentes, que están cubiertas por la tectoria). Por el contrario, los polos basales no muestran ningún tipo de dispositivo de bloqueo del espacio intercelular, ni tampoco existe éste en la basilar. De acuerdo, con estos datos, se postula que el líquido que baña el túnel de Corti y espacios de Nuel está en equilibrio con la perilinfa, encontrándose el sello a la libre difusión iónica a nivel de las mencionadas uniones ocluyentes.

De acuerdo con estos datos, con los derivados de la histogénesis, con las experiencias electrofisiológicas y con la polarización de estos elementos, se postula la consideración de las células no ciliadas del epitelio de la rama media como implicadas en el mantenimiento del potencial de reposo, estando esta función facilitada por la existencia de uniones de acoplamiento iónico entre todas las células mencionadas.

6.- Las células del ligamento espiral y corion externo presentan una gran similitud con las del corion límbico y, al igual que éstas, están en contacto con los vasos y modelan entre ellas, y con las del estrato profundo de la estria vascular (que posiblemente sean de

idéntica naturaleza) amplias uniones comunicantes. Se discute el posible significado de estos elementos en el metabolismo y recambio iónico de la ramba media, haciendo especial referencia a sus relaciones con los capilares. La morfología de estos, superponible con la de los capilares cerebrales, puede ser el asiento de la barrera hemolaberfínica.

7.- Las características de las células tipo I de la estria vascular (células densas superficiales, células marginales), hacen pensar que constituyen el elemento primordial para la producción de endolinfa. La interdigitación de las células II y III constituye un mecanismo de ampliación de membrana para favorecer el contacto entre estas células, y aumentar la superficie de aporte de sustrato iónico para la producción de endolinfa.

8.- Se describe detalladamente, por primera vez, la ultraestructura de las células marginales, de la región interna y de Deiters interna, así como los contactos que establecen y la modelación de este área. Se comenta la extraordinaria riqueza en microvillis de la expansión apical interna de la célula de Deiters.

9.- Las fibras nerviosas del plexo interno muestran un aspecto electromicroscópico abigarrado, con, al menos, tres tipos distintos de elementos, uno de los cuales corresponde, ultraestructuralmente, a axones aminérgicos. En este lugar existen sinápsis asimétricas entre fibras aferentes y eferentes, discutiéndose su significación potencial

en la elaboración del mensaje sensorial.

Se analiza la morfología de la entrada y salida de las fibras nerviosas en el tunel de Corti, así como las relaciones que contraen con las células de Deiters externas, sugiriéndose la posibilidad de que estos elementos tengan un significado trófico respecto a las fibras nerviosas.

10.- La articulación basal y capital de pilares y células de Deiters, se describen minuciosamente, demostrándose que, aparte de las uniones ocluyentes y comunicantes, el único tipo de contacto con significación mecánica, corresponde a fascias adherentes. De acuerdo con el significado general de estas, y con la disposición del citoesqueleto, se aventura, como hipótesis de trabajo, la posibilidad de considerar a los pilares y células de Deiters externas como un dispositivo de modulación mecánica interpuesto entre la basilar y el sistema cilios^o-tectoria-endolinfa.

11.- Las células de Hensen de las espiras altas (no en la espira basal), muestran gotas lipídicas, cuyo^o proceso de secreción hacia la luz se demuestra por vez primera. Se discute la posible significación de este hallazgo como un dispositivo de variación de la relación de contacto entre cilios y tectoria en el curso de la estimulación sonora continuada.

12.- A partir del análisis global del órgano de Corti, y en especial de su polarización morfológica, se sugiere la posibilidad de considerar este receptor como la expresión de una superposición de dos vías de comunicación. La primera dispuesta en dirección axial con extensiones radiales, estaría representada por el sistema basilar-células de Deiters y pilares-tectoria y endolinfa, y modularía información mecánica para los cilios. La segunda, de orientación axial, conduciría información codificada eléctricamente y en sentido inverso, es decir, cilios-polo sináptico-habénula. Junto a estos dos flujos de información, operaría un tercero, mediado por las uniones comunicantes de las células epiteliales no ciliadas, y que no estaría implicado directamente en el proceso de transducción de energía, sino en la génesis de las condiciones ambientales que permiten que este ocurra.

B I B L I O G R A F I A
=====

- ALLEN, R.D. (1961): en BRACHET, J; MIRSKY, D.: - "The Cell" Academic Press.
- ALLRED, L.; PORTER, R. (1979): en HYNES, R.: - "Surfaces of normal and malignant cells". John Wiley.
- ADES, M.W.; ENGSTROM, H. (1974). En : KEIDEC, D. y NEFF, W. D. "Handbook of sensory physiology". (vol. V). Springer.
- ALEXANDER, G. (1900). Zentr. Physiol. 14:604).
- ALEXANDER, G. (1927 a): en DENKER, A. and KAHLER, O.: - "Handbuch der Hals, -Nesen-, Ohren-Heilkunde. Berlin. Springer-Verlag.
- ALEXANDER, G. (1927 b). Monatsschr. Ohrenh. 61:446.
- ALTMANN, F.; WALTNER, J. (1947). Ann.Otol. 56:648.
- ALTMAN, F.; WALTNER, J. (1950). Ann. Otol. Rhinol and Laryngol. 59:657.
- ANGELBORG, C. (1974). Acta Otolaryngol. Suppl. 319:19.
- ANGELBORG, C. (1976). Cit. Flock, A. (1977). Act. Otolaryngol. 83:239.
- ANGELBORG, C.; ENGSTROM, H. (1973). Acta Otolaryngol. Suppl. 301:49.
- ANGELBORG, C.; ENGSTROM, H. (1973): en HOLLER, A.: - "Basic Mechanisms in hearing". Academic Press.
- ANGELBORG, C.; ENGSTROM, B. (1974). Acta Otolaryngol. Supp. 319.
- von ARDENNE, H. (1938). Praktische Ausfuehrung. Z. Tech.Phys. 19:407.
- ARNOLD, W.; ILBERG, V.CH. (1971). Arch. Klin. Exp. Ohren. Nase Kehlkufheilkd. 198:247.

- AXELSSON, A. (1968). Acta Otolaryngol. Suppl. 243:1.
- AXELSSON, A.; VERTES, D. (1978). Acta Otolaryngol. 85:198.
- AYERS, H. (1891). Anat. Anz. 6:219.
- BAGGER-SJOBACK, D.; WERSALL, S. (1973). J. Neurocytol. 2: 239.
- BAIRATI, A. Jr.; IURATO, S.; PERNIS, B. (1957). Exptl. Cell Research. Suppl. 13:207.
- BAIRATI, A.; IURATO, S. (1958). Bols. Soc. Ital. Biol. 34: 137.
- BAIRATI, A.; IURATO, S. (1960). Monit. Zool. Ital. Suppl. 68:39.
- BAJER, A.; BAJER-MOLE, J. (1972).-" Spindle dynamics and chromosome movements ". Academic Press.
- BARBER, T.; BURRHAOLDER, P. (1975): en JOMARI, O.- Proceedings of Eighth Annual SEM. Symposium.
- BARGMAN, W. (1951).-" Histologie und mikroskopische anatomie des menschen". Thieme.
- BEAGLEY, H.A. (1965). Acta Otolaryngol. 60: 479.
- BEICKERT, P.; GISSELSSON, L. y LOFTSTROM, B. (1956). Arch. Ohr-Nas-Kehlkope. 168:495.
- BEKESY, G.V. (1941). Akusstt. Zeits. 6:265.
- BEKESY, G.V. (1951). J. Acoust. Soc. Amer. 23:576.
- BEKESY, G.V. (1952 a). J. Acoust. Soc. Amer. 24:399.
- BEKESY, G.V. (1952). J. Acoust. Soc. Amer. 24:72.
- BEKESY, G.V. (1952 b). Acta Otolaryngol. 43:197.
- BEKESY, G.V. (1953 a). J. Acoust. Soc. Amer. 25:770.

- BEKESY, G.V. (1953 b). J. Acoust. Soc. Amer. 25:786.
- BEKESY, G.V. (1956). Science. 123:779.
- BEKESY, G.V. (1959). J. Acoust. Soc. Amer. 31:1236.
- BEKESY, G.V. (1960).-" Experiments un hearing ". McGraw-Hill.
- BELANGER, L.F. (1953). Science. 118:520.
- BELANGER, L.F. (1957). Ann. Oto-Rhino-Laryng. 65:1060.
- BENNETT, M.; DUNHAM, P. y PAPPAS, G. (1967). J. Ot. Gen. Physiol. 50:1099.
- BERLIN, R.D.; OLIVER, J.M.; UKENA, T.E.; YING, H.H. (1974). Nature, 247:45.
- BERTSCHER, M.S.; RAFF, M.C. (1975). Nature. 258:43.
- BIELSCHOWSKY, M.; BRUHL, K. (1908). Arch. Mikro. Anat. 71: 433.
- BLOOM, W.; FAWCETT, D. (1973). Tratado de Histologia. Labor.
- BOETTCHER, A. (1869). " Uber entwicklung und bau des gehor-labyrinth nach untersuchungen and saugetieren ". Thieme.
- BONDAREFF, W. (1967). Anat. Rec. 117:527.
- BORGUESAN, E. (1950). Atti.Clin-Otorin. Univ. Palermo, 3:31.
- BORGUESAN, K. (1954). J. Franc. d'O.R.L. 3:213.
- BORGUESAN, E. (1957). The laryngoscope. 67:1265.
- BOSHER, S.K. (1970). En WOLSTENHOLME, G.; KNIGHT, J. -" Senso-ri neural hearing loss ". A Ciba Foundation Symposium. Churchill.
- BOSHER, S.K.; WARREN, R.L. (1971). J. Physiol., 212:739.
- BREDBERG, G. (1968). Acta Oto-Laryngol. Supp. 236:1.
- BREDBERG, G. (1973). En HAWKINS, J.E.; LAWRENCE, M.; WORK, W.P. "Otophysiology". Karger Libri.

- BREDBERG, G. (1977). Acta Otolaryngol. 83:71.
- BREDBERG, G.; LINDEMAN, H.; ADES, H.; WEST, R.; ENGSTROM, H. (1970). Science. 170:861.
- BREDBERG, G.; ADES, H.; ENGSTROM, H. (1973). Acta Otolaryngol. Suppl. 301:3.
- BRESCHET, G. (1836). Mem. Acad. Yoy. Med. Paris. 5:229.
- CAJAL, S.R. (1894). -" Les nouvelles idees sur la structure du systeme nerveux chez l'homme et chez les vertebres". Reinwald et Cie.
- CAJAL, S.R. (1908). Trab. Lab. Inv. Biol. Univ. Madrid. 6:112.
- CAJAL, S.R. (1909). -" Histologie du systeme nerveux de l'homme et des vertebres ". Maloine.
- CAJAL, R.S. (1919). "Acción neurotropica de los epiteliolos". Trab. Lab. Inv. Biol. VI.
- CAJAL, S.R. (1935). en BUMKE, O.; FOERSTER, O. -" Handbuch der neurologie ". Springer.
- CASTRO, F. (1935). Trab. Lab. Inv. Biol. Univ. Madrid. 23:443.
- CERVOS-NAVARRO, J.; BETZ, E.; MATAKAS, F.; WULLENBEBER, R. (1976). -" The cerebral vessel wall". Raven Pres.
- CITRON, L.; EXLEVA, D.; HALLPIKE, C.S. (1956). Brit. Med. J. 12:101.
- CLAUDIUS, M. (1855). Z. Wiss. Zool. 8:154.
- CORDIER, R. (1961). Dupigeon Bull. Acad. Med. Belg. 4:729.
- CIGES, S. (1965). Acta Otorrinolar. Iber. Amer. 16:297.
- CITRON, L.; EXLEY, D. y HALLPIKE, C. (1956). Brit. Med. Bull. 12:101.
- CLAUDE, P.; GOODENOUGH, D.A. (1973). J. Cell. Biol. 58:390.
- CORTI, A. (1851). Z. Wiss. Zool. 3:106.
- CRYSDALE, S.; STAHL, J. (1972). Ann. Otol. 81:87.
- CHOU, J. (1963). J. Laryng. 77:379.

- DAHLSTROM, A.; FUXE, K. (1964). Act. Physiol. Scand. 62. Suppl. 232.
- DALLOS, P. (1973). En "Basic Mechanism in Mearing". Academic Press.
- DALLOS, P. (1975). En TORNER, E. - "The Nervous System". Raven Press.
- DALLOS, P. y HARRIS, T.D. (1978). J. Neurophysiol. 41:365.
- DAVIES, P.; BECHTEL, P.; PASTAN, I. (1977). FBS Letters. 77:228.
- DAVIS, H. (1957). Physiol. Rev. 37:1.
- DAVIS, H. (1958). Ann. Otol. 67:739.
- DAVIS, H. (1959). J. Amer. Physiol. Soc. Washington. 565.
- DAVIS, H. (1965). Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., 30:181.
- DAVIS, H.; DEATHERAGE, B.; ROSENBLUT, B.; FERNANDEZ, C.; KIMURA, K. y SMITH, C. (1958). Laryngosp. 68:596.
- DE ROBERTIS, E.; NOWINSKI, W. y SAEZ, F. (1971). "Biologia Celular". El Ateneo.
- DE VRIES, H. (1949). Acta Otolaryngol. 37:334.
- DEITERS, O. (1860 a). Z. Wiss. Zool. 10:1.
- DEITERS, O. (1860 b). Arch. Anat. U. Physiol. D. Menschen. U. D. Thiere. P. 409.
- DELLA PORTA, G. y MUMLBOCK, O. (1966). - "Structure of the melanocyte". Springer.
- DENSERT, O. (1974). Act. Otolaryngol. 78:345.
- DESMEDT, J.; MONACO, P. (1960). Arch. Int. Pharmacodyn. Ther. 129: 244.
- DESMEDT, J.; MONACO, P. (1961). Arch. Int. Pharmacodyn. Ther. 132: 492.

- DESMEDT, S.; MONACO, P. (1962). Proc. Inter. Pharmacol. Meet. 8:183.
- DESMEDT, S.; LA GRUTTA, V.; LAMBERT, C. (1964). C.R. Acad, Sci. (parís). 259:3367.
- DOHLMAN, G.F. (1971). Acta Otolaryngol. 71:89.
- DOHLMAN, G.F.; ORMEROD, F. (1960). Acta Otolaryngol. 51:439.
- DUVALL, A. (1969). Laryngoscope, 79:1.
- DUVALL, A.; QUICK, C. (1969). Ann. Otolaryng. 78:1041.
- DUVALL, A.J.; QUICK, C.A.; SUTHERLAND, C.R. (1971). Arch. Otolaryngol., 93:304.
- DUVALL, A.J.; SUTHERLAND, C.R. (1972). Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. 81:705.
- DUVALL, A.J.; WERSALL, J. (1964). Acta Otolaryngol. 57:581.
- EBNER, V. (1902). Cit. VINNIKOV y TITOVA, 1964.
- ELDREDGE, H. (1971). En Loewenstein, W.R. "Handbook of Sensory Physiology". Springer.
- EDELMAN, G.M. (1976). Science, 192:218.
- EDSTROM, A.; MATTSON, H. (1972). J. Neurochem. 19:205.
- EICHLER, O. (1892). Abhandl. Der Mat-Pho-Klasse der Koniglich Sachsische Gesell. Der Wiss. 18:310.
- ENGSTROM, H. (1951). Acta Oto-Laryngol. 40:86.
- ENGSTROM, H. (1955). Acta Oto-Rhino-Laryng. 9:531.
- ENGSTROM, H. (1958). Acta Oto-Laryng. 76:808.
- ENGSTROM, H. (1960 a). En RASMUSSEN, G.; WINDLE, F. - "Neural Mechanisms of the auditory and vestibular system". Ch. Thomas.
- ENGSTROM, H. (1960 b). Acta Morphol. Neerland-Scandin. 3:195.

- ENGSTROM, B. (1974). Acta Oto-Laryngol. Suppl. 319:57.
- ENGSTROM, H.; ADES, H. (1973). En Friedman, I.: "The Ultrastructure of sensory organs ". North-Holland.
- ENGSTROM, H.; ADES, H.W.; ANDERSSON, A. (1966) "Structural pattern of the organ of Corti". Almquist Wiksell, Stockholm.
- ENGSTROM, H.; ADES, H.; BREDBERG, G. (1970). En Wolstenholme, G.; Knight, J.: " Sensori-neural hearing loss." Ciba Foundation Symposium. Churchill.
- ENGSTROM, H.; ADES, H. y HAWKINS, J. (Jr.). (1962). J. Acoust. Soc. Amer. 34:1356.
- ENGSTROM, H.; ADES, H.; HAWKINS, J. (1962). J. Acoust.-Soc. Amer. 34:1356.
- ENGSTROM, H.; ADES, H.; HAWKINS, J. (1962). Cit. Kimura, R. (1975).
- ENGSTROM, H.; ADES, H.; HAWKINS, J. (1965). En Neff, W.: " Sensory Physiology " (Vol. I.) Academic Press.
- ENGSTROM, H.; ENGSTROM, B. (1977). Acta Oto-Laryngol. 83:65.
- ENGSTROM, H. ; FERNANDEZ, C. (1961). Trans.Am.Otol.Soc.49:58.
- ENGSTROM, H.; KOH ONEN, A. (1965). Acta Oto-Laryngol.59:171.
- ENGSTROM, H.; SJOSTRAND, F. y SPOENDLIN, H. (1955). Pract. Oto-Rhino-Laryng. 17:69.
- ENGSTROM, H.; WERSALL, J. (1953). Acta Otolaryngol. 43:323.
- ENGSTROM, H.; WERSALL, J. (1953 a). Acta Otolaryngol.43:1.

- ENGSTROM, H.; WERSALL, J. (1953 b). Ann. Otol. Rhinol. Laryngol. 62:507.
- ENGSTROM, H. ; WERSALL, J. (1953 c). Act. Oto-Laryng. 43: 323.
- ENGSTROM, H. ; WERSALL, J. (1957). Exp. Cell. Res. Suppl. 5:460.
- ENGSTROM, H. ; WERSALL, J. (1958). Inter. Rev. Cytology. 7: 535.
- ENGSTROM, H. ; WERSALL, J. (1958). Exp. Cell. Res. Suppl. 5:460.
- EROLKAR, S. ; MAREN, T. (1961). Nature (Lond.) 189:459.
- EVANS, E.F. (1974). En ZWICKLER, E.; TERHARDT .-" Faces and models in hearing." Springer.
- EVANS, E.F. (1975). Audiol. 14:419.
- EVERMART, T.; THORULEY, R. (1960). J. Sci. Instrum. 37:246.
- FALCK, B.; HILLARP, H.; THIEME, G. TORP, A. (1962). J. Histochem. Cytochem. 10:348.
- FARQUHAR, M.G.; PALADE, G.E. (1963). J. Cell. Biol. 17:375.
- FARQUHAR, M. ; PALADE, G. (1965). J. Cell. Biol. 26:263.
- FAWCETT, D.W.; McNUTT, N.S. (1969). J. Cell. Biol. 42:1.
- FERNANDEZ, C.; HINOJOSA, R. (1974). Acta Otolaryngol. 78:173.
- FEX, S. (1965). Acta Physiol. Scand. 64:43.
- FEX, S. (1966). J. Acoust. Soc. Amer.
- FEX, S. (1968). En EULER, C.; SKÖGUND, S.; SÖDERBERG, U. -"Structure and functions of inhibitory neuronal mechanisms ". Pergamon Press.

- FEX, S. ; WENTHOLD, R. (1976). Brain Res. 109:575.
- FIRBAS, W. (1978). Act. Otolaryngol. 86:309.
- FISCH, V. ; MURATA, K. ; MOSSLI, G. (1976). Acta Otolaryngol. 81:278.
- FLOCK, A. (1965). Acta Otolaryngol. Suppl. 199:1.
- FLOCK, A. (1971). En Loewenstein, W.R." Handbook of Sensory Physiology ". (Vol. I). Springer.
- FLOCK, M. ; DUVALL, S. (1965). J. Cell. Biol. 51:1.
- FLOCK, A. ; FLOCK, B. ; MURRAY, E. (1977). Act. Otolaryngol. 83:85.
- FLOCK, A. ; WERSALL, J. (1962). J. Cell Biol. 15:9.
- FOLLET, E.A.C. ; GOLDMAN, R.D. (1970). Exp. Cell Res. ,59:124.
- FRIEANDT, H. ; SAXEN, A. (1937). Z. Anat. Entwickl. 106:534.
- FRIEANDT, V. ; SAXEN, A. (1946). Z. Anat. Entwickl. 106:534.
- FRIEDMAN, J. (1959). Cit. Flock, A. y Duvall, J. (1965).
- FRIEDLANDER, J. ; WAHRMAN, J. (1970). J. Cell Sci. 7:65.
- FRIEND, D. ; GILULA, N. (1972). J. Cell Biol. 53:758.
- FURSPAN, E. y POTTER, D. (1968). En MOSCONA, A. ; MÖNROY, A. "Current topics in development of Biology ". Academic Press.
- GALAMBOS, R. (1956). J. Neurophysiol. 19:424.
- GAVER, O.H. (1970). Ann. Rev. Physiol. 32:547.
- GEBERG, H. (1892). Anat. Anz. 8:49.

- GEHARDT, H. (1962). Arch. Ohr. Nas. Kehlkop. 181:16.
- GEISLER, C.D. (1972). J. Acoust. Soc. 56:190.
- GIL, P. ; LUDENA, M.D. (1978). Estudios inéditos.
- GILLET, B. ; GULL, K. (1972). Histochemie. 30:162.
- GILULA, N.B. (1975). En : Cellular membranes and tumour cell behavior. Edit. por The University of Texas System Cancer Centre. Williams and Wilkins.
- GOLDSTEIN, M.H. (1974). En: Mountcastle, V.B. "Medical Physiology". Mosby.
- GONATAS, K. (1968). J. Neuropath. Exp. Neurol., 21:85.
- GOODENOUGH, D. ; REVEL, J. (1970). J. Cell Biol. 45:272.
- GULLEY, R. ; REESE, T. (1977). Anat. Rec. 189:109.
- GULLEY, R. ; REESE, T. (1977). J. Comp. Neur. 171:517.
- HALLPIKE, C. (1936). Proc. Soc. Med. London. 28:226.
- HAMA, K. (1969). Z. Zellfor. und. Mikr. Anat. 94:155.
- HAMA, K. ; SAITO, K. (1977). J. Of Neurocyt. 6:1.
- HAMILTON, D. (1967). Anat. Rec. 157:627.
- HANNA, R. ; SPENCER, P. ; PAPPAS, G. (1976). Neuroscience Abst. 2:404.
- HARDESTY, G. (1908). Am. J. Anat. 8:109.
- HARDESTY, G. (1915). Am. J. Anat. 18:1.
- HELD, H. (1902). Abhandl. Sachs. Ges. Wiss. Math-Physik. Kl. 28:1.
- HELD, H. (1909). Abhandl. Sachs. Ges. Wiss. Math-Physik. Kl. 31:195.
- HELD, H. (1924). Z. Hals-Nasen-U. Ohrenheilk. 9:279.

- HELD, H. (1926). En BETH, G. - "Handbuch der normalen und Pathologischen Physiologie". Springer.
- HELMHOLTZ, M. (1868). "Die lehre von den tonempfindungen als physiologische grundlage der theorie der musik. F. Vieweg". Braunschweig.
- HENSEN, V. (1863). Z.Wiss.Zool. 13:481.
- HENSEN, V. (1871). Arch.Ohrenheilk. 6:1.
- HILDING, A. (1952). Ann. Otol. 61:371.
- HILDING, A. (1953). Ann.Otol. 62:757.
- HILDING, D. (1965). Laryngoscope. 75:1.
- HILDING, D.; GINZBERG, R. (1977). Act.Otolaryngol. 84:24.
- HINOJOSA, R. (1971). Act. Otolaryngol. Suppl. 282:1.
- HINOJOSA, R. (1972). Acta Otolaryngol. 74:1.
- HINOJOSA, R.; RODRIGUEZ-ECHANDIA, E. (1966). Am.J.Anat. 118:531.
- HONRUBIA, V.; WARD, P. (1970). J.Acoust.Soc.Am. 47:498.
- HUNTER, I. (1978). Act.Otolaryng. Suppl. 351.
- HUSCKE, E. (1825). Tod.XI.Oken's Isis. 18:1101.
- HUSCKE, E. (1845). "Taité de splachnologie et des organes des sens". Bailliére.
- ILBERG, V.CH. (1968 a). Arch.Klin.Esp.Ohren.Nases.Kehlopheilkd. 190:415.
- ILBERG, V.CH. (1968 b). Idem.II.Reissnersche Membran.
- ILBERG, V.CH. (1968 c). Idem III.Limbus Spiralis.
- ILBERG, C.; VOSTEEN, K. (1960). Acta Otolaryngol. 67:165.
- ISHIKAWA, H.; BISCHOFF, R.; HOLTZER, H. (1969). J.Cell Biol. 43:312.
- ISHIYAMA, E.; KEELS, E.; WEIBEL, S. (1970). Act.Otolaryngol. 70:319.

- IURATO, S. (1957). Anat. Anz. 194:376.
- IURATO, S. (1960). Z. Zellforsch. 52:105.
- IURATO, S. (1961). Z. Zellforsch. Mikro-Anat. 53:259-298.
- IURATO, S. (1962 a). Z. Zellforsch. Mikro-Anat. 56:40-49.
- IURATO, S. (1962 b). Exp. Cell Res. 27:162.
- IURATO, S. (1964). Att. Della Soc. Ital. di Anat. LXXII:60.
- IURATO, S. (1967). En IURATO, S. - "Submicroscopic structure of the inner ear". Pergamon Press.
- IURATO, S. (1976). En SMITH, C.A.; VERNON, J.A. - "Handbook of auditory and vestibular research methods". Ch. Thomas.
- IURATO, S.; FRANKE, K.; LUCIANO, L.; WERMBTER, G.; PANNESE, E.; REALE, E. (1976). Acta Otolaryngol. 82:57.
- IURATO, S.; LUCIANO, L.; PANNESE, E.; REALE, E. (1975). En SANTINI, M. - "Golgi Centennial Symposium". Raven Press.
- IURATO, S.; TAIDELLI, G. (1967). Acta Otolaryngol. 66:40. (1968).
- JACQUES, P. (1969). En DINGLE, S.; FELL, M. - "Lysosomes". North Holland.
- JAHNKE, K. (1972). Arch. Klin. Exp. Ohren. Nasen. Kehlkupheilkd. 202:418.
- JAHNKE, K. (1973). Arch. Klin. Exp. Ohren. Nasen. Kehlkupheilkd. 204:199.
- JAHNKE, K.; TUBERT, M. (1973). Arch. Klin. Exp. Ohren Nasen Kehlkupheilkd. 205:179.
- JOHNSSON, L. (1971). Ann. Otol-Rhin-Laryng. 80:425.
- JOHNSSON, R.; SPOENDLIN, H. (1966). Ann. Otol. 75:127.
- JOHNSTONE, B. (1971). En BITTAR, S.H. - "Membranes and ion transport". Wiley.

- JULIANO, R.L. (1973). Biochim. Biophys. Acta, 300:341.
- KARNOVSKY, H. (1965). J. Cell Biol. 27:137.
- KATSUKI, Y.; COVELL, W. (1953). Laryngoscope. 63:1.
- KATSUKI, Y.; TANAKA, Y. ; MIYOSHI, T. (1965). Nature 207:32.
- KAWANO, R. (1922). Arch. Ohrenheilk. 110:89.
- KAWATA, S. ; HAYATA, T. (1966). Exce. Med. 19:2178.
- KELLERHALS, B. (1979). Act. Otolaryngol. 87:370.
- KELLY, D.E. (1966). J. Cell Biol. 28:51.
- KELLY, D.E. (1967). J. Cell Biol., 34:827.
- KIKUCHI, K. ; HILDING, D. (1965). Act. Otolaryngol. 60:207.
- KIMURA, R.S. (1966). Acta Otolaryngol. 61:55.
- KIMURA, R. (1967). Cit. en Kimura, R. (1975).
- KIMURA, R. (1969). Ann. Otol. Rhin. Lar. 78:542.
- KIMURA, R.S. (1975). Int. Rev. Cytol. 42:173.
- KIMURA, R. (1978). Aro. Abstracts (Ed. LIM).
- KIMURA, R. ; SCHUKNECHT, H. Prc. Oto-Rhino-Laryngol. 27:343.
- KIMURA, R. ; SCHUKNECHT, H. (1970). Acta Otolaryngol. 69:415
- KIMURA, R.; SCHUKNECHT, H. y SANDO, I. (1964). Acta Oto-Laryngol. 58:390.
- KIMURA, R. ; WERSALL, S. (1962). Acta Oto-Laryngol 55:11.
- KISHI, S. (1901). Arch. Micr. Anat. 59:144.
- KNOLL, H. (1935). Z. Tech. Physik. 16:467.
- KOLLIKER, A. (1852). "Makroskopische Anatomie oder Gewebelehre des menschen". Engelmann.

- KOLMER, W. (1909). Arch. Mikroskop. Anat. U. Entwicklungs.
74:259.
- KOLMER, W. (1911). Ergeb. Physiol. II:372.
- KOLMER, W. (1927): en MOLLENDORF, V. - "Handbuch der Mikroskopischen Anatomie des Menschen". Thieme.
- KONISHI, T.; HAMRICK, P.E.; WALSH, P.J. (1978). Acta Otolaryngol. ,86:22.
- KOSAKA, N. (1970). J. OTOLARYNGOL. Jap. 73:51.
- KOSAKA, N.; TANAKA, T.; TAKIGUCHI, T.; OZEKI, Y.; TAKAHARA, S. (1971). Acta Otolaryngol. 72:377.
- KROCHMALSKA, E. (1966). Otolaryngol. Pol., 20:393.
- KUIJPERS, W.; BONTING, S.L. (1969). Biochem. Biophys. Acta 173:477.
- LA'FERRIERE, K.; ARENBERG, F.; HAWKINS, J.; JOHNSON, L. (1974). Ann.Otol.Rhinol.Laryngol. 83:685.
- LAVDOSKII, M.D. (1874). Cit. Vinnikov y Titova, 1964.
- LAWRENCE, M. (1956). The Laryngoscope. 66:796.
- LAWRENCE, M.; WOLSK, D.; LITTON, W. (1961). Ann.Otol. 70:753.
- LAWRENCE, M. (1960). Ann.Otol. 69:480.
- LAWRENCE, M. (1964). Arch. Otolaryngol. 83:406.
- LAWRENCE, M. (1966). Laryngoscope. 76:1318.
- LAWRENCE, M. (1971). Acta Otolaryngol. 71:106.
- LAWRENCE, M.; NUTTALL, A.; CLAPPER, H. (1974). J. Acoust. Soc. Am. 55:122.
- LEE, J. (1971): en ZIMMERMAN, M. - "Progress in Neuropathology" (Vol. 1). Heinemann.

- LEESON, T. ; KALANT, H. (1961). J. Biophys. Biochem. Cytol. 10: 95.
- LEVI, G. (1942). Tratado de Histologia. Labor.
- LIM, D.J. (1969). Acta Oto-Laryngol. Suppl. 225.
- LIM, D.J. (1970). J. Laryng. 84:413.
- LIM, D.J. (1972). Arch. Otolaryngol. 96:199.
- LIM, D.J. (1973). en Paparella, M.; Shumrick, D.: " Otolaryngology ". (Vol. I.). Saunders.
- LIM, D.J. (1976). En Smith, C.A.; Vernon, J.A. : " Handbook of auditory and vestibular research methods". Charles Thomas.
- LIM, D.J.; LANE, W. (1969). Ann. Otol. 78:827.
- LIN, P.; WALLACH, D. ; TSAI, S. (1973. Proc. Natc. Acad. Sci. USA . 70:2492.
- LINDEMAN, H.; ADES, H.; BREDBERG, C.; ENGSTROM, H. (1971). Acta Otolaryngol. 72:229.
- LOEWENSTEIN, W.R. (1969). Ann. N.Y. Acad. Sci. 156:892.
- LOEWENSTEIN, W.R. (1977). En: Brinkley, B.R.; Porter, K.R.: "International cell biology ". Rockefeller Univ. Press.
- LORENTE DE NO, R. (1926). Trab. Inst. Inv. Biol. Univ. Madrid, 24:36.
- LORENTE DE NO, R. (1937). Laryngoscope, 47:373.
- LUDEÑA, M.D. (1979). Hallazgos inéditos.
- LUDEÑA, M.D.; MERCHAN, M.A.; MERCHAN, J.; PELAYO, A.; COLOM, I. (1978). Actas VII Reunion S.E.M.E. Bilbao.
- LUNDQUIST, P. (1961). Act. Otolaryngol. Suppl. 201:1.

- MAAS,B. (1975). Cit. en Kellerhald. (1979).
- MACHEN,T. (1972). Cit. Staehelin.L. (1974).
- MC. NUTT,N.; HERSHEBERG,R.; WEINSTEIN,R. (1971). Cit. Staehelin,L. (1974).
- MANGABEIRA,P. (1961). Laryngoscope. 71:1.
- MOROVITZ,W.; THALMANN,R.; ARENBERG,I. (1970). Proc.III. Ann. SEM. Symp. IITRI (Chicago).
- MATSCHINSKY,F.; THALMAN,R. (1970): en PAPARELLA,M.-" Symposium on Biochemical Mechanisms in hearing and Deafness". Ch. Thomas.
- MENZIO,P.; VOENA,G.; SARTORAS,A. (1965). Act. Otolaryng. 59:531.
- MERCHAN,J. CARRASCAL,E.; SALA,M.L.;FURIO,V. BULLON,A.;ARAGONCILLO,P. (1974). Trab.Int.Cajal.Inv.Biol. 66:73.
- MERCHAN,J.; MERCHAN,M.A.; COLOM,I.; SANZ-VALERO,E. (1978 a). Trab. en preparación.
- MERCHAN,M.A.; SANZ-VALERO,E.; LUDEÑA,M.D.; MERCHAN,J. (1978 b) Ann.Otol. (en prensa).
- MERCHAN,M.A.; MERCHAN,J.; LUDEÑA,M.D.; PELAYO,A.; ZAMORANO, L. (1978 c). Actas VII Reunión S.E.M.E. Bilbao.
- MERCHAN,M.A.; MERCHAN,J.; LUDEÑA,M.D.; PELAYO,A.; POCH, J. (1978 d). Actas VII Reunión de la S.E.M.E. Bilbao.
- MERCHAN,M.A.; BULLON,A.; POCH,J.; LUDEÑA,M.D.; SANZ-VALERO, E. (1978 e). Actas VII Reunión S.E.M.E. Bilbao.
- METCALF,J.C.; WARREN,G.B. (1977): en BRINKLEY,B.R.; PORTER, K.-" International cell Biology". Rockefeller Univ.Press.
- MISRAHY,G.;SPRADLEY,J.;BERAN,A.; GARWOOD,V.(1966).Acta Otolaryngol. 52:525.

- MNICH, (1971). Acta Otolaryngol. 71:27-33.
- MONEY, K.; LINDSEY, L.; BEATTY, Y.; KNEHN, L.; SOKOLOFF, M.;
WEAVER, R. (1971). Am. J. Physiol. 32:41.
- MORRISON, D.; SCHINDLER, R.A.; WERSALL, S. (1975). Acta
Otolaryngol. 79:11.
- MYGIND, S. (1952). Act. Oto-Laryng. 41:235.
- NAFTALIN, L. (1965). Quant. Biol. 30:169.
- NAFTALIN, L.; HARRISON, M. (1958). J. Laryng. 72:118.
- NAKAI, Y. (1976). - Laryngoscope, 87:1548.
- NEUBERT, K. (1949). Z. Anat. Entwickl. 114:540.
- NEUBERT, K. (1952). Verhandl. Deutsche. Anat. Ges. 50:204.
- NICOLSOL, G.L. (1976). Biochim. Biophys. Acta. 457:57.
- NICOLSON, G.L.; GIOTTA, G.; LOTTAN, R.; NERI, A.; POSTE, G.
(1977 b): en BRINKLEY, B.R.; PORTER, K. - " International cell
Biology". Rockefeller Univ. Press.
- NICOLSON, G.L.; POSTE, G. (1976). New England J. Med. 295:197.
- NICOLSON, G.L.; POSTE, G.; JI, T.H. (1977 A); en NICOLSON,
G.L.; POSTE, G. - " Dynamic aspects of cell surface organiza-
tion ". North-Holland.
- NOMURA, Y.; BALOGH, R. (Jr.). (1963). Acta Oto-Laryngol.
57:485.
- NOMURA, Y.; SCHUKNECHT, H. (1965). Ann. Otol. Rhing. Lar.
74:289.
- NUEL, (1872). Arch. Mikroskop. U. Entwicklungs. 8:27.

- PAPPAS,G.; BENNETT,H. (1966).Ann.N.Y.Acad.Sci.,137:495.
- PEASE,D. (1964)." Histological techniques for Electron Microscopy". Academic Press.
- PERKINS,R. (1973). Anat. Rec. 175:410.
- PERKINS,R.E.; MOREST,R. (1975).J.Comp.Neur. 163:129.
- PERLMAN,M.; KIMURA,R. (1955).Laryngol.64:1176.
- PERLMAN,M.; KIMURA,R.; FERNANDEZ,C.(1959).Laryngosc.69:591.
- PETERS,A.; PALAY,S.; WEBSTER,H.(1971)." The fine structure of the Nervous System". Saunders.
- PITTS,J.; FINBOW,H. (1977) en DE MELLO,W.C.-"Intercellular communication". Raves Press.
- PLESTER,D. (1960). Arch.Ohr.Nas.Kehckop.176:667.
- PLOTZ,E.; PERLMAN,H.B. (1955).Laryngoscope.65:291.
- POCH,J.;MERCHAN,M. (1976).Acta Oto.Esp. Suppl.
- POLLARD,T.D.;KORN,E.D. (1971).J.Cell.Biol.,48:216.
- POLITOFF,A.;PAPPAS,G.;BENNETT,M. (1972).J.of Cell Biol.55:204.
- POLJAK,S.L. (1946)." The Human Ear". Raven Press.
- PORTER,K. (1966): en DE REUCK,A.V.S.;KNIGHT,J.-"Principles of Biomolecular Organization".Ciba Found.Symp.,Churchill.
- PORTER,K.; BONNEVILLE,M. (1973).-"Fine structure of cells and tissues ". Lea & Febiger.
- PORTMANN,G.; PORTMAN,M.; BARSON,H. (1954).Act.Oto-Laryng. 44:532.
- POTTER,D.; FURSHPAN,E.; LENNOX,E. (1966).Proc.Nat.Acad.Sci. USA. 55:328.
- PRAZMA,J. (1969 a).Acta Otolaryngol.67:631.
- PRAZMA,J. (1969 b).Acta Otolaryngol.68:53.

- RASMUSSEN, G.L. (1947). J. Comp. Neurol. 34:141.
- RASMUSSEN, G.L. (1960). en RASMUSSEN, G.L.; WINDLE, W.F. - "Neural mechanisms of auditory and vestibular system". Ch. Thomas.
- RAUCH, S. (1964). " Biochemie des Hořorgans". Thieme.
- RAUCH, S. (1965). J. Laryng. 80:11.
- RAUCH, S.; KOSTLIN, A. (1962). Z. Laryng. Rhin. Otol. 41:56.
- RAUCH, T.; RAUCH, I. (1971). en LOEWENSTEIN, W.R. - " Handbook of sensory physiology ". Springer.
- REALE, E.; LUCIANO, L.; FRANKE, K. PANNESE, E.; WERHBTER, G.; IURATO, S. (1975). J. Ultr. Res. 53:284.
- REISSNER, E. (1851). Cit. Vinnikov y Titova, 1964.
- RETZIUS, G. (1881). " Das gehororgan der wirbeltiere. I. Das gehororgan der fische und amphibien". Publicación editada por el autor (Biblioteca Historica del Inst. Cajal, Madrid).
- RETZIUS, G. (1884). " Das gehororgan der vogel und der saugtiere. II". Publicación editada por el autor (Biblioteca historica Inst. Cajal, Madrid).
- RETZIUS, G. (1892). Biol. Untersuch. 3:46.
- DEL RIO-HORTEGA, P. (1942). Arch. Histol., 1:5.
- ROBINSON, G.; BUTCHER, R.; SUTHERLAND, E. (1967). Ann. N.Y. Acad. Sci. 139:703.
- RODRIGUEZ-ECHANDIA, E.; BURGOS, M. (1965). Zeitbh. Zell. 67:600.
- ROSS, M.D. (1969). J. Comp. Neurol. 139:453.

- SHAMBAUGH, G. (1908). Arch.Otol. 37:538.
- SHAMBAUGH, G. (1928). Cowdry's Cytol. (Hoeber, P. Inc.). N.Y. Vol. 2.
- SHANTA, I.R.; BOURNE, G.H. (1968). en BOURNE, G.H. -" The structure and function of nervous tissue". Academic Press.
- SIEBENMANN, F. (1894). " Die Blutgefasse im Laberynthe des menschlichen ohren". Bergman.
- SILVERSTEIN, H.; SCHUKNECHT, H. (1966). Arch.Otolaryng. 84:395.
- SIMIONESCU, M.; SIMIONESCU, N.; PALADE, G. (1975). J. Cell Biol. 67:863.
- SMITH, C.A. (1955). Anat. Rec. 121:451.
- SMITH, C. (1957). Ann. Otol. 66:521.
- SMITH, C. (1961). Ann.Otol-Rhino-Laryngol. 70:504.
- SMITH, C. (1967). En IURATO, S. -" Submicroscopic structure of the inner ear ". Pergamon Press.
- SMITH, C. (1968). En EULER, C.; SKOGLUND, S.; SODERBERG, V. - " Structure and function of inhibitory neuronal mechanisms". Pergamon Press.
- SMITH, C. (1975). En TOWER, D. -" The Nervous System". (vol. 3). Raven Press.
- SMITH, C.A.; DEMPSEY, F.W. (1957). Amer.J.Anat. 100:156.
- SMITH, C.; HAGLAN, B. (1973). Acta Otolaryngol. 75:203.
- SMITH, A.; LOWRY, O.; WU, H. (1954). Laryngoscope. 64:141.
- SMITH, C.; RASMUSSEN, G. (1963). Ann.Oto.Rhin.and Laryngol. 2:489.
- SMITH, C.; SJOSTRAND, F. (1961). J.Ultr.Res. 5:523.

- SMITH,C.A.; TAKASAKA,T. (1971). En NEFF,W.D.-" Contributions to sensory physiology ". Academic Press.
- SOBKOWICZ,H.; BEREMAN,B. ; ROSE,J.(1975).J. Neurocytol. 4:543.
- SPOENDLIN,H. (1957).Pract. Otol., 19:192.
- SPOENDLIN,H. (1961). Arch. Klin.Exp. Ohr-Nas-Kehlk. 200: 275.
- SPOENDLIN,H. (1966). " The organization of the cochlear receptor". Karger Libri.
- SPOENDLIN,H. (1968). En DE REUCK,A.V.S.; KNIGHT,J.-" Hearing mechanisms in vertebrates". Ciba Found. Symp. Churchill
- SPOENDLIN,H. (1969). Acta Otolaryngol. 67:239.
- SPOENDLIN,H. (1970). En BISCHOFF,A.-" Ultrastructure of the peripheral nervous system and sense organs ". Thieme.
- SPOENDLIN,H. (1971). En PLOMB,B.; SMORENBURG,G.F.-" Frequency analysis and periodicity detection in hearing ". Sisthoff.
- SPOENDLIN,H.(1971). Arch.Klin.Exp.Ohren.Nasal.Kehlkop. 200:275.
- SPOENDLIN,H. (1972). Acta Otolaryngol. 73:235.
- SPOENDLIN,H. (1973). En MOLLER,H.-" Basic mechanisms in hearing". Academic Press.
- SPOENDLIN,H. (1974). En ZWICKER,E.; TERHARDT,E.-" Facts and models in hearing". Springer.
- SPOENDLIN,H. (1975). Audiol. 14:383.

- SPOENDLIN, H. (1976). En The effects of noise on hearing critical issues. Raven Press.
- SPOENDLIN, H. (1979). Acta Otolaryngol. 87:381.
- SPOENDLIN, H.; BACOG, H. (1963). Laryngoscope, 73:1061.
- SPOENDLIN, H.; GACEK, R. (1963). Ann.Oto.Rhin.Laryngol. 72: 660.
- SPOENDLIN, H.; LICHTENSTEIGER, W. (1966). Acta Otolaryngol. 61:423.
- STAEHELIN, L. (1974). Int. Rev. of Cytol. 39:191.
- STECK, T.L. (1974). J. Cell Biol., 62:1.
- STECK, T.L. (1977). En BRINKLEY, B.R.; PORTER, K.-" International cell biology ". Rockefeller Univ. Press.
- STEINBACH, A. (1974). En BENNETT, M.V.-" Synaptic transmission and neuronal interaction". Raven Press.
- SUGAR, J.; ENGSTROM, H.; STAHL, J. (1972). Acta Otolaryngol. Suppl. 301.
- SUTHERLAND, E. (1951). Ann.N.Y.Acad.Sci. 54:693.
- TAKAHASHI, T.; KIMURA, R. (1970). Acta Otolaryngol. 69:46.
- TANAKA, Y.; KATSUKI, Y. (1965). J. Neurophysiol. 29:94.
- TANAKA, T.; KOSAKA, N.; TAKIGUCHI, T.; AOKI, T.; TAKAHARA, S. (1973). En "Scanning electron microscopy". Proceedings of the workshop of scanning electron microscopy in pathology .Chicago, Illinois. (Ch.Thomas).
- TASAKI, J.; SPYROPOULOS, C.S. (1959). J. Neurophysiol. 22:149.
- TELLO, J.F. (1930). Bol. Soc. Esp. Hist.Nat. 30:357.

- TERAYAMA, Y.; HOLZ, E.; BECK, C. (1966). Ann. Otol. Rhino. Laryngol. 75:69.
- TERAYAMA, Y.; KANEKO, Y.; KAWAMOTO, K.; SAKAI, N. (1977). Acta Otolaryngol. 83:291.
- THALMANN, R. (1971). Laryngoscope. 81:1245.
- THALMANN, R. (1975). En TOWER, R. - "The nervous system". (Vol. 3). Raven Press.
- THALMANN, I.; THALMANN, R? (1978). Cit. en ROSS, D. - Acta Otolaryngol. 86:314.
- TILNEY, L.G.; MOOSEKER, M. (1971). Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 68:2611.
- TONNDORF, J.; DUVALL, A.; RENEAU, J. (1962). Ann. Otol. 71:801.
- UNANUE, E.R.; KARNOVSKY, M.J. (1973). Trans. Rev. 14:184.
- VAN DER STRICHT, O. (1908). Arch. Biol. 28:541.
- VAN GEHUCHTEN, P. (1892). La Cellule. 8:27.
- VINNIKOV, Y.A.; TITOVA, L.K. (1957 a). Doklady Akad. Nauk SSSR. 116:227.
- VINNIKOV, Y.A.; TITOVA, L.K. (1958 b). Doklady Akad. Nauk SSSR. 116:892.
- VINNIKOV, Y.A.; TITOVA, L.K. (1963). Int. Rev. Cytol. 14:157.
- VINNIKOV, Y.A.; TITOVA, L.K. (1964). "The organ of Corti". Consultants Bureau.
- VOLDRICH, L. (1967). Acta Otolaryngol. 63:505.
- VOLDRICH, L. (1978). Acta Otolaryngol. 86:331.
- VOSTEEN, K.H. (1961). Arch. Ohr. Nas. Kehlkopfheilk. 178:105.

- WALLACH,D.F.H. (1977). "Proteins of animal cell plasma membranes ". (vol. 1). Churchill.
- WALLACH,D.F.H. (1979). Idem. (vol. 2). Churchill.
- WARR,W. (1975). J. Comp.Neurol. 161:159.
- WATANUKI,K. (1968). Acta Oto-Laryngol. 66:40.
- WATSUJI, S. (1903). Verh.Ges.Otsch.Nature. 11:241.
- WEISS,T.F. (1964). MIT Technical report. No.418. MIT. Press (Mass.).
- WERNER,C.F. (1940)." Das Laberynth bau ". Stauffer.
- WERSALL,J. (1956). Acta Otolaryngol. Suppl.126:85.
- WERSALL,J. (1968). En EULER,C.; SKOGLUND,S.; SODERBERG,V.- " Structure and function of inhibitory neuronal mechanisms". Pergamon Press.
- WERSALL,J.; FLOCK,A. (1965). En GRAMAH,A.B.-" Henry Ford Hodpital International Symposium". Little Brown.
- WERSALL,J.; FLOCK,A.; LUNDQUIST,P. (1965). Cold Spring. Herbor Symposium on Quantitative Biology. 30:115.
- WERSALL,J.; BJORKROTH,B.; FLOCK,A.; LUNDQUIST,P.G. (1973). En HAWKIN,J.E.; LAWRENCE,M.; WORK,W.P.-" Otophysiology". Karger Libri.
- WEBER,E.G. (1971). Ann.Otol. 80:786.
- WEBER,E.; BRAY,C.W.; LAWRENCE,M. (1941). Ann.Otol.5:317.
- WITTMACK,K.(1904). Arch. Ohrenkh. 61:18.
- WITTMACK,K. (1936). Acta Otolaryngol. 24:397.
- WOLSTENHOLME,G.; KNIGHT,J.(1970)." Sensorineural Hearing Loss".. Ciba Found. Symp. Churchill.
- WRIGHT,CH. (1975). Acta Otolaryngol. 80:220.

- WRIGHT,C.; PRESTON,R.C. (1973). Brain Res. 58:37.
- WRIGHT,CH; PRESTON,R. (1975). Acta Otolaryngol. 80:335.
- WRIGHT,C.G.; PRESTON,R.E. (1976). Acta Otolaryngol. 82:41.
- YAMAMOTO,K.; NAKAI,Y. (1964). Ann.Otol.Rhinol.Laryngol. 73:332.
- ZELICKSON,A. (1967): "Ultrastructure of normal and abnormal skin". Lea & Febiger.
- ZIEGLER,T. (1977). " Transport in high resistance epithelia". (Vol. 1). Churchill.
- ZWISLOCKI,J.; SOKOLICH,W. (1979). En ZWICKER,E.-" Facts and models in hearing ". Springer.
- ZWORKYIN,V.; HILLIER,J.; SNYDER,R. (1942). Asth. Bull. 117:15.

Frontis.- (tomado de Hawkins). Esquema general de las estructuras de la escala media.

- 1.- Membrana de Reissner.
- 2.- Limbo espiral.
- 3.- Células interdentes.
- 4.- Surco espiral interno (espacio subtectorial).
- 5.- Células del surco interno.
- 6.- Células marginales.
- 7.- Células ciliadas internas.
- 8.- Células de Deiters internas.
- 9 y 10.- Arcos de Corti (células de los pilares).
- 11.- Células ciliadas externas.
- 12.- Células falángicas o de Deiters externas.
- 13.- Células de Hensen.
- 14.- Células de Boettcher.
- 15.- Células de Claudius.
- 16.- Angulo del surco externo.
- 17.- Prominencia espiral.
- 18.- Estria vascular.
- 19.- Células del surco externo.
- 20.- Ligamento espiral externo.
- 21.- Membrana tectoria.
- 22.- "vas prominens".

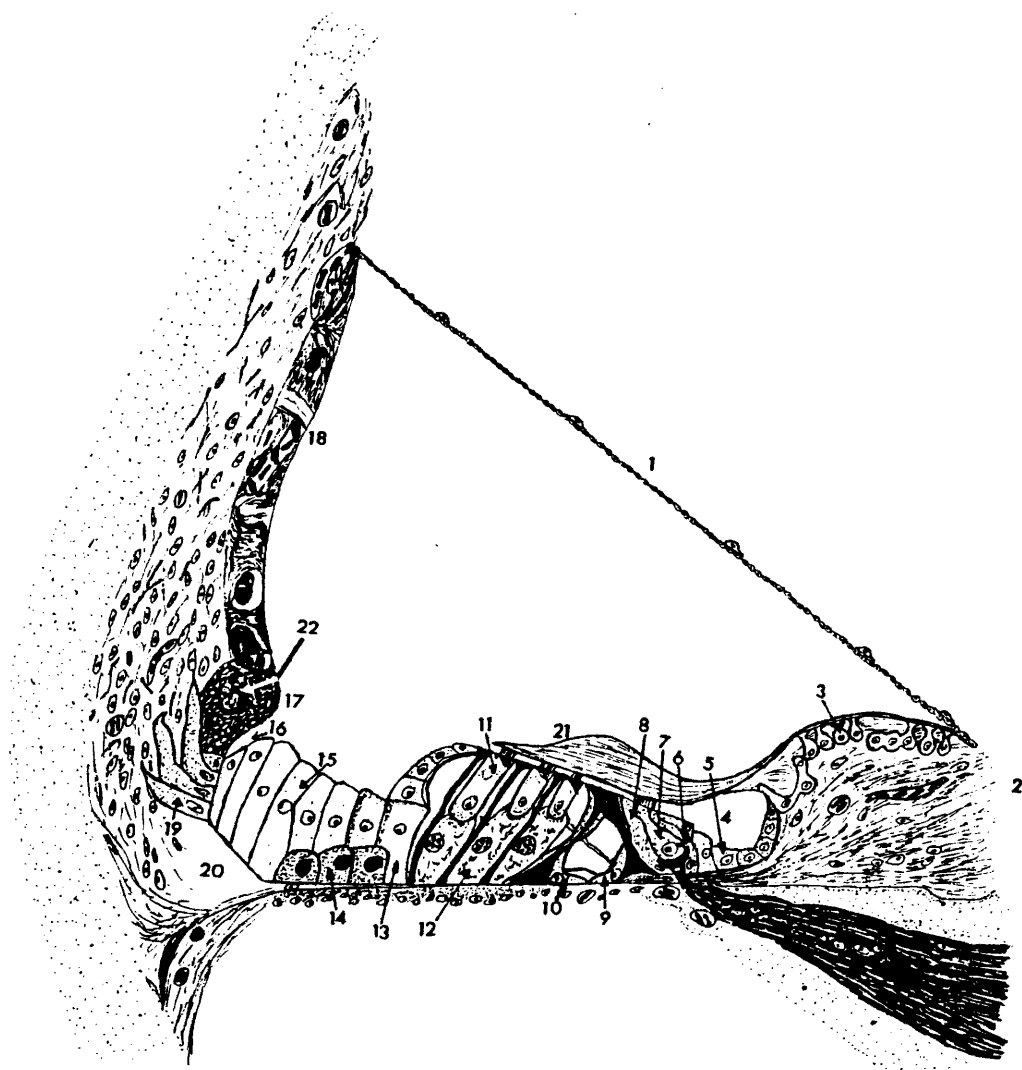


Fig. 1.- Esquema de la via auditiva. Representa desde la célula sensorial, hasta la corteza cerebral.

- 1.- Célula bipolar del ganglio espiral.
- 2.- Nervio vestibular.
- 3.- Complejo olivar superior.
- 4.- Cuerpo trapezoide.
- 5.- Lemnisco lateral.
- 6.- Colliculo inferior.
- 7.- Cuerpo geniculado medial.
- 8.- Giro de Heschel.

350

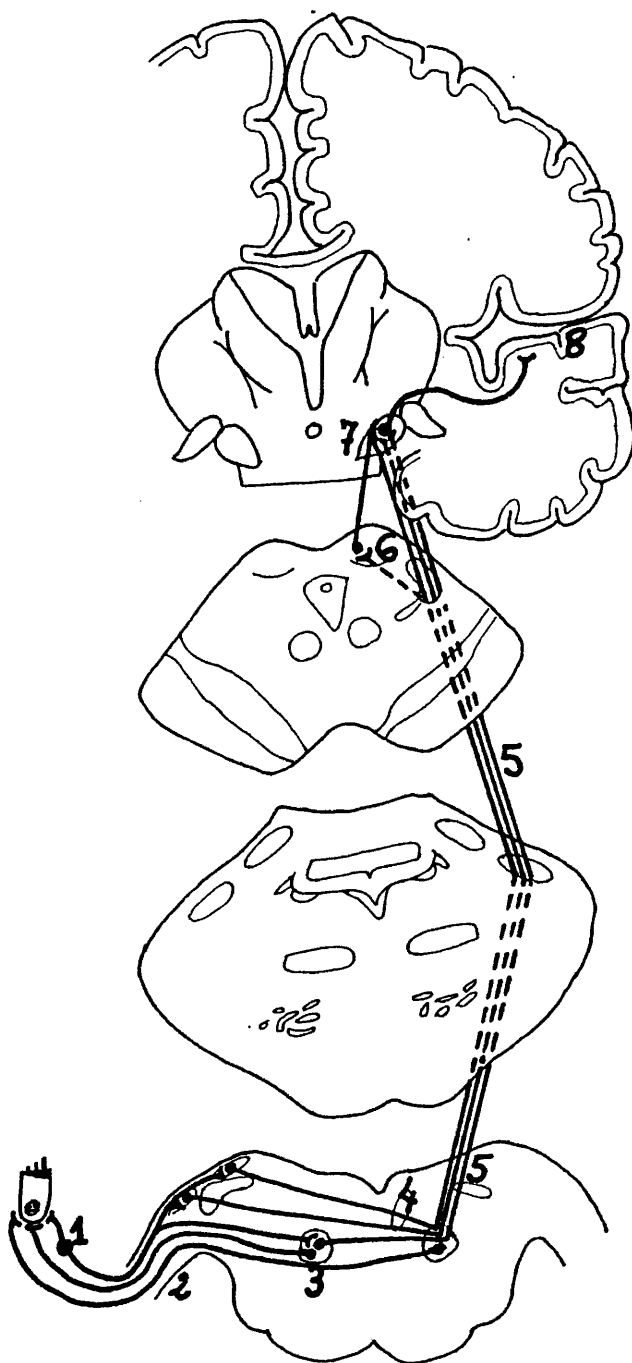


Fig. 2.- Experiencias de titulación y purificación del glutaraldehído. La curva de la izquierda corresponde a una muestra de glutaraldehído comercial, conservado en nevera a 4° C (la flecha señala el pico de la gráfica correspondiente a las impurezas). La curva de la derecha muestra el descenso (flecha) de las impurezas, tras aplicar la técnica de Gillet y Gull (1972).

352

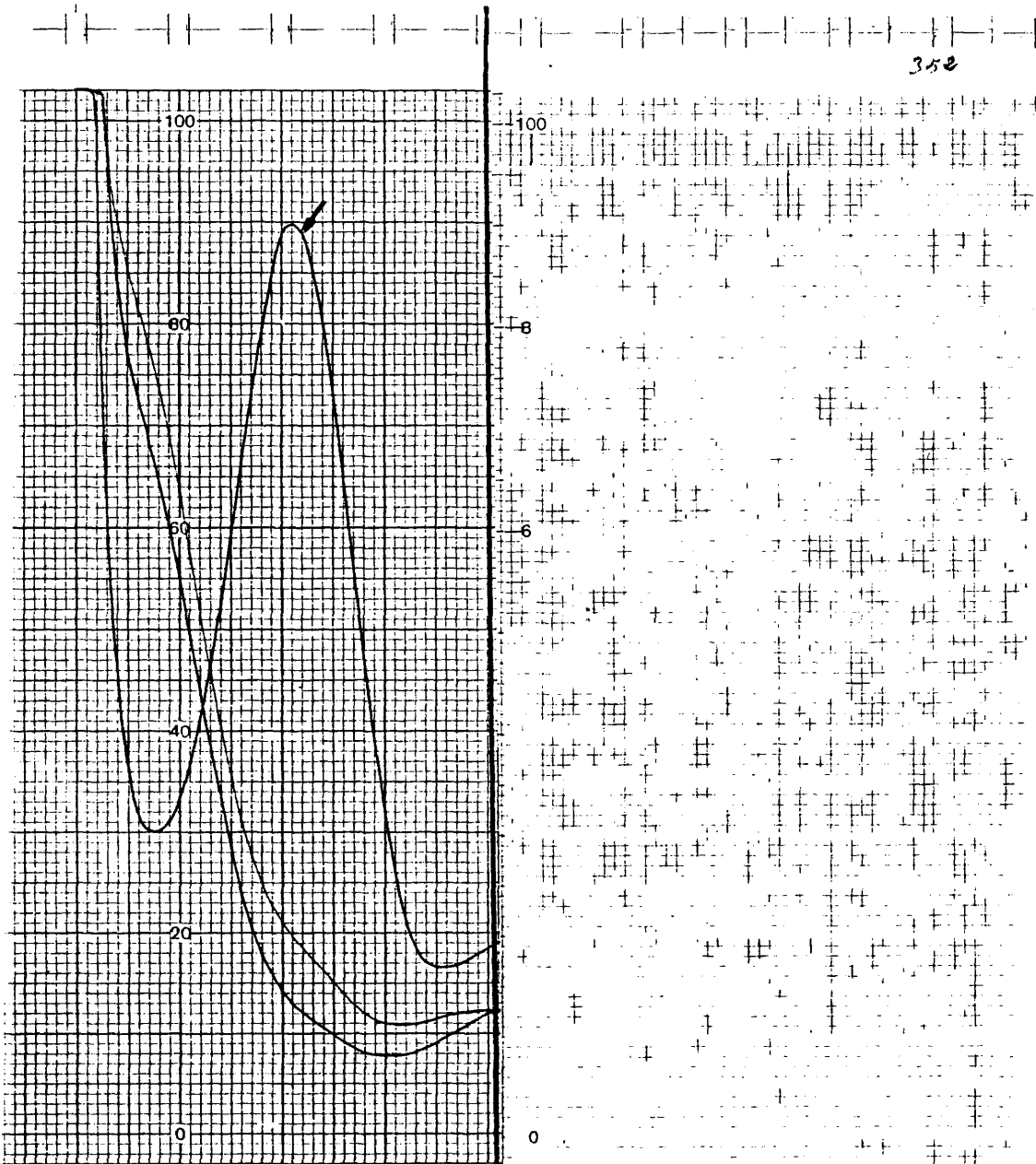


Fig. 3.- Esquema del microscopio electrónico de barrido.

- 1.- Filamento.
- 2.- Anodo.
- 3 y 4.- Condensadores.
- 5.- Bobinas de barrido.
- 6.- Control de aumentos.
- 7.- Objetivo.
- 8.- Muestra.
- 9.- Escintillador.
- 10.- Fotomultiplicador.
- 11.- Tubo de rayos catódicos.

354

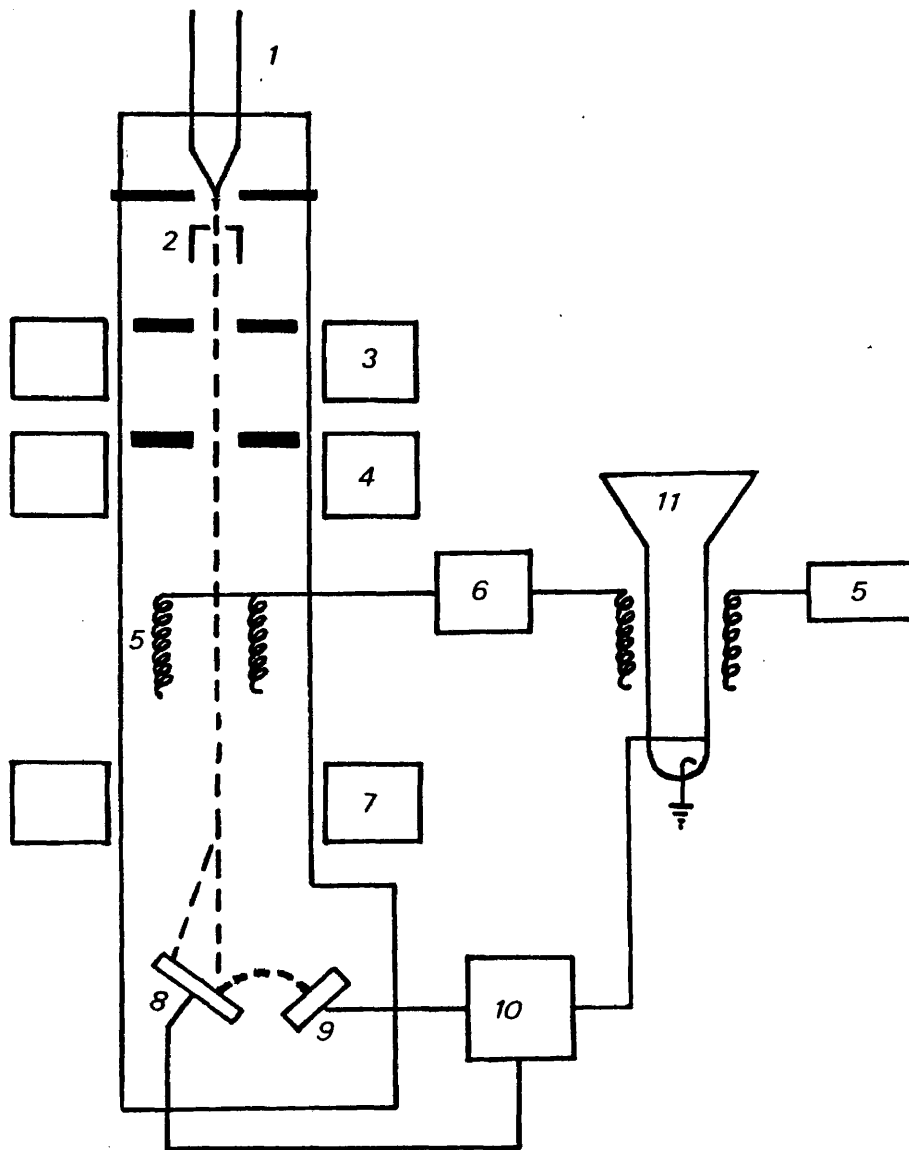


Fig. 4..- Representación esquemática original del limbo espiral de la escala media. Puede observarse la membrana de Reissner (1) y su fijación al limbo espiral, así como la región vasculo-epitelial de Bohrgesan (2) y la morfología del corion interno. Se intenta remarcar el límite (3) muy neto entre el corion y el eje del limbo mucho menos celular. Otros detalles de este elemento son su sustancia fundamental finamente fibrilar (4) y sus células de aspecto estrellado, en estrecha relación con los vasos. Se muestran también las vacuolas superficiales de los complejos interdetales (6), las células mitradas (7) y células del surco interno (8).

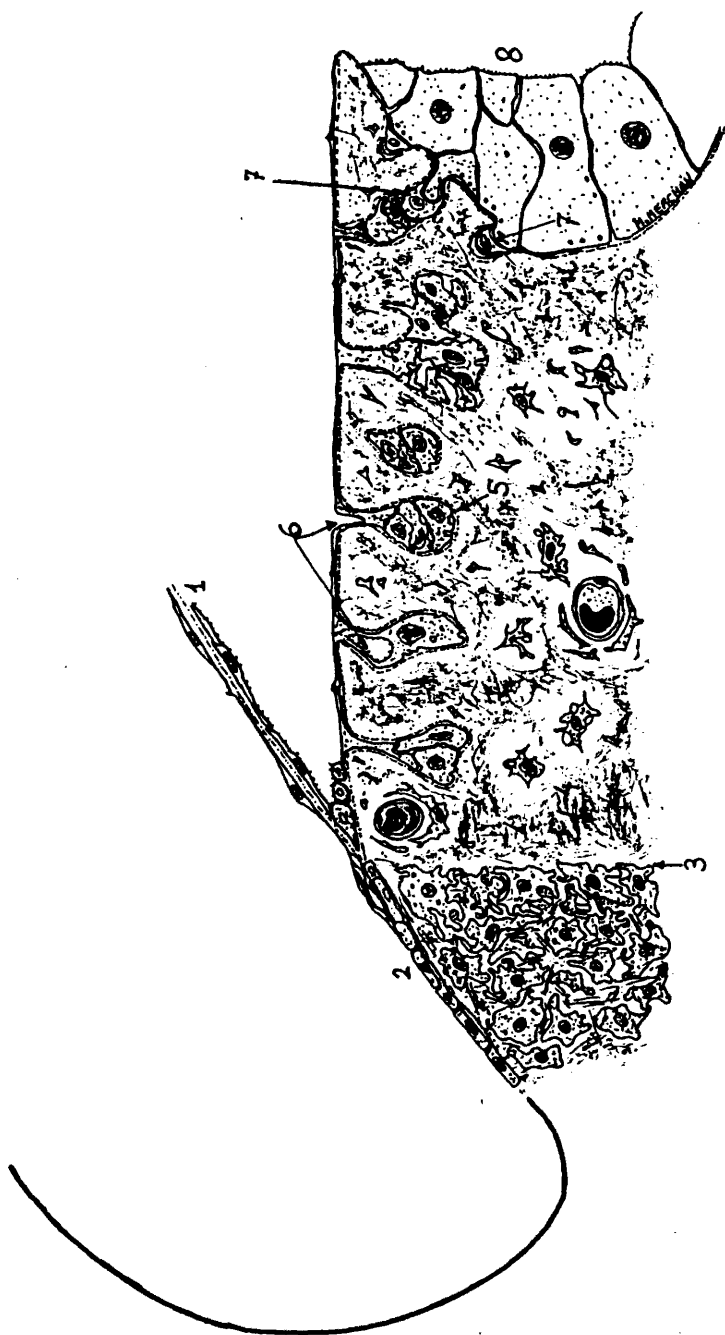
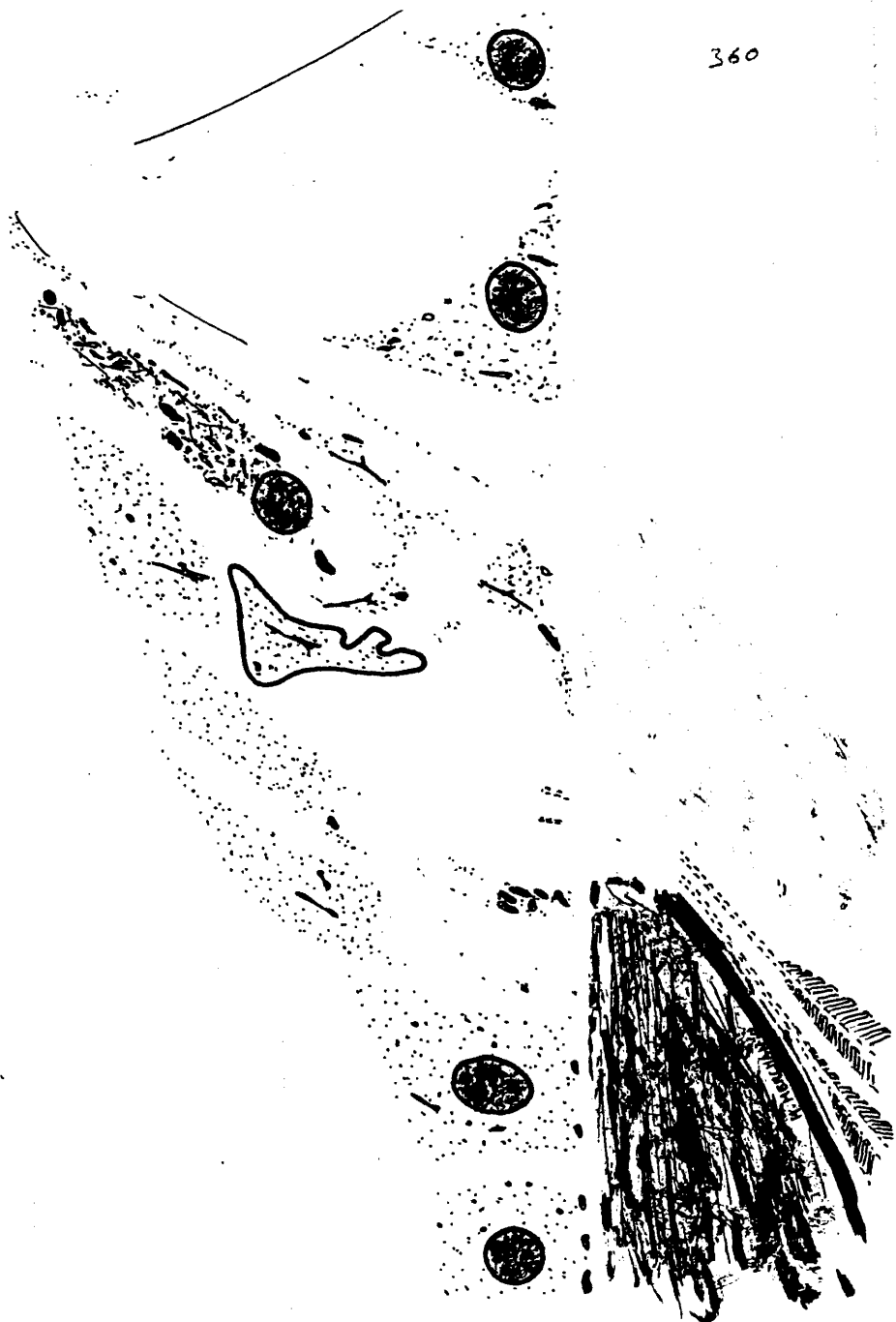


Fig. 5.- Esquema general de la escala media.

- 1.- Membrana de Reissner.
- 2.- Zona vasculo-epitelial de Bohrgesan.
- 3.- Corion interno.
- 4.- Limbo espiral.
- 5.- Sistema interdental.
- 6.- Surco espiral interno.
- 7.- Célula marginal.
- 8.- Célula de Deiters interna.
- 9.- Célula ciliada interna.
- 10.- Tunel de Corti.
- 11.- Células ciliadas externas.
- 12.- Células falángicas.
- 13.- Células de Hensen.
- 14.- Células de Claudius.
- 15.- Células del surco externo.
- 16.- Prominencia espiral.
- 17.- Estria vascular.
- 18.- "vas prominens".
- 19.- Membrana tectoria.
- 20.- Habénula perforata.
- 21.- Membrana basilar.
- 22.- Ligamento espiral externo.



Fig. 6.- Representación esquemática de la región interna.
Se han suprimido las fibras nerviosas (línea de puntos), al objeto de simplificar el esquema.



360

Fig. 7.- Articulación de las cabezas de los pilares entre si y con las células ciliadas externas e internas. Se intenta remarcar la diferencia de la interlinea de la unión capital propiamente dicha, con las que se verifican sobre las células ciliadas (uniones intermedias y ocluyentes respectivamente).

362

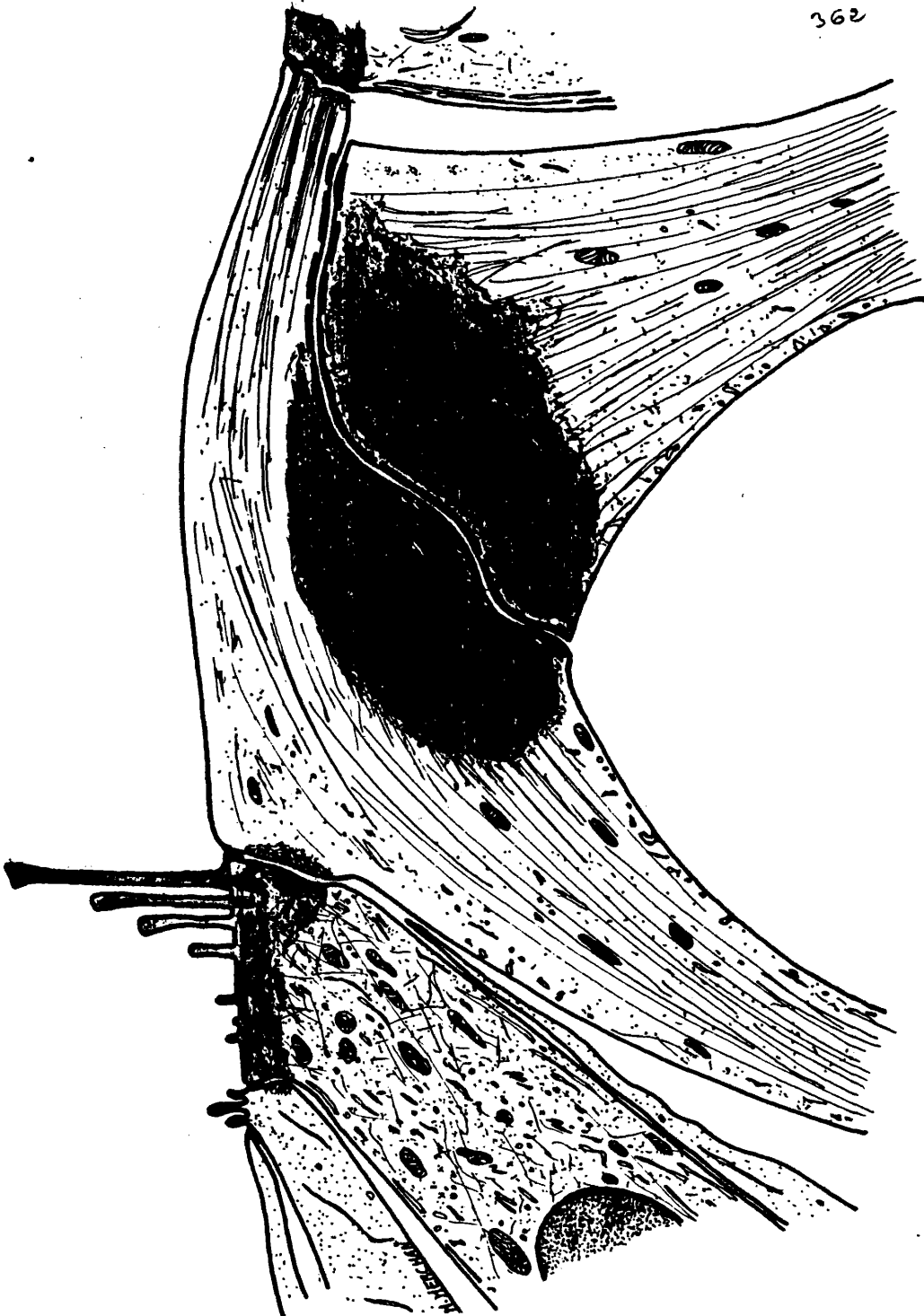


Fig. 8.-Región externa. Se ha realizado cuatro veces la prominencia espiral (3), para la representación mas detallada de las células coriónicas externas (4). También se ha remarcado el grosor de la membrana basal para distinguir las células del surco externo (2) de las células del corion (4) y de las del ligamento espiral externo (6). Las células de Claudius (1), así como la estria vascular (5) unen esta zona al resto de la escala media.

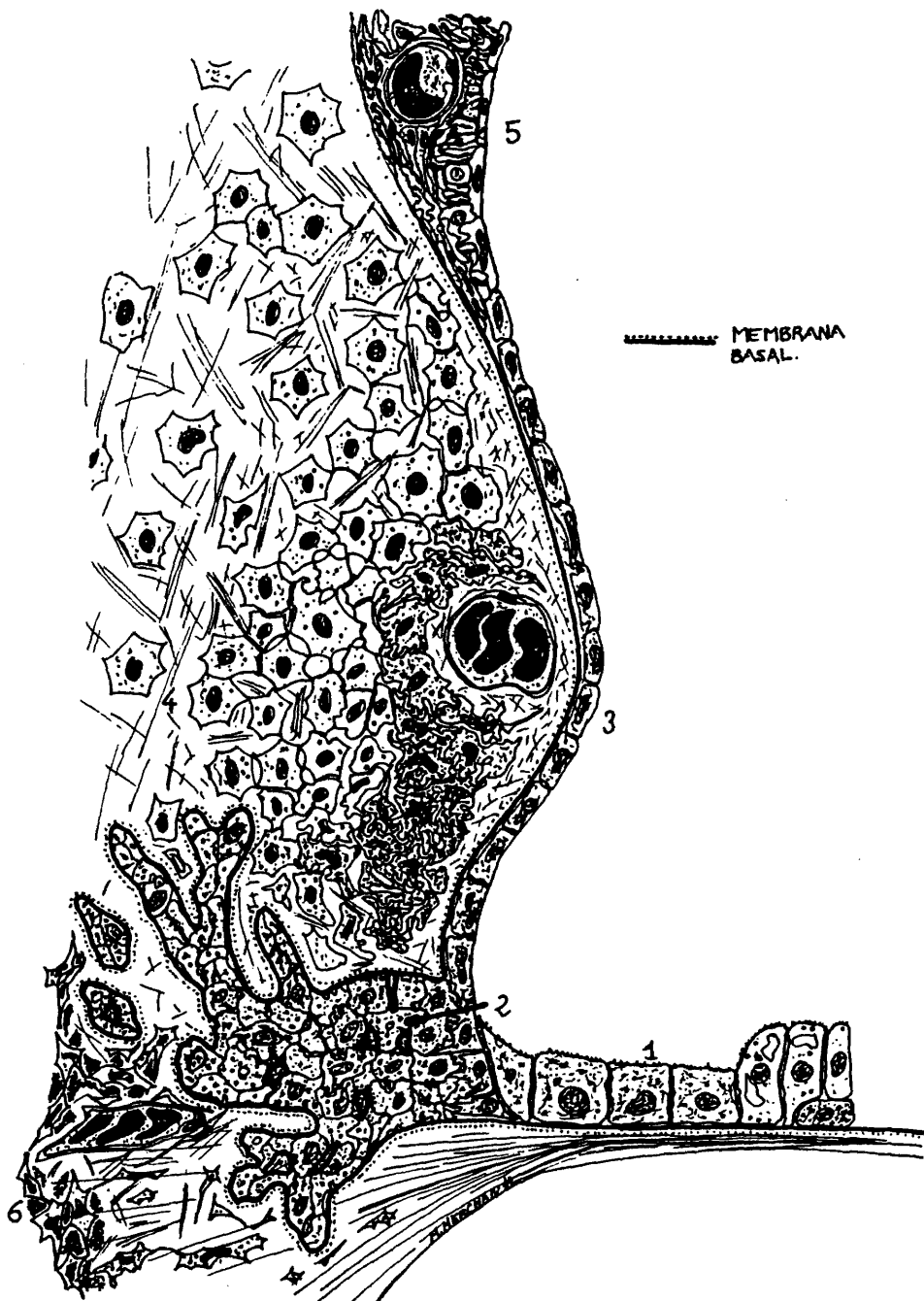


Fig. 9. - Representación esquemática, del curso de la membrana basal en la escala media del caracol auditivo. Contornea los polos basales de todas las células bañadas por la endolinfa, con excepción de la estria vascular, donde se pierde. Adviertase la irregularidad de esta estructura a nivel de la habénula perforata, donde se refleja como es descrito aquí, junto con el pie basal de la célula marginal (*).

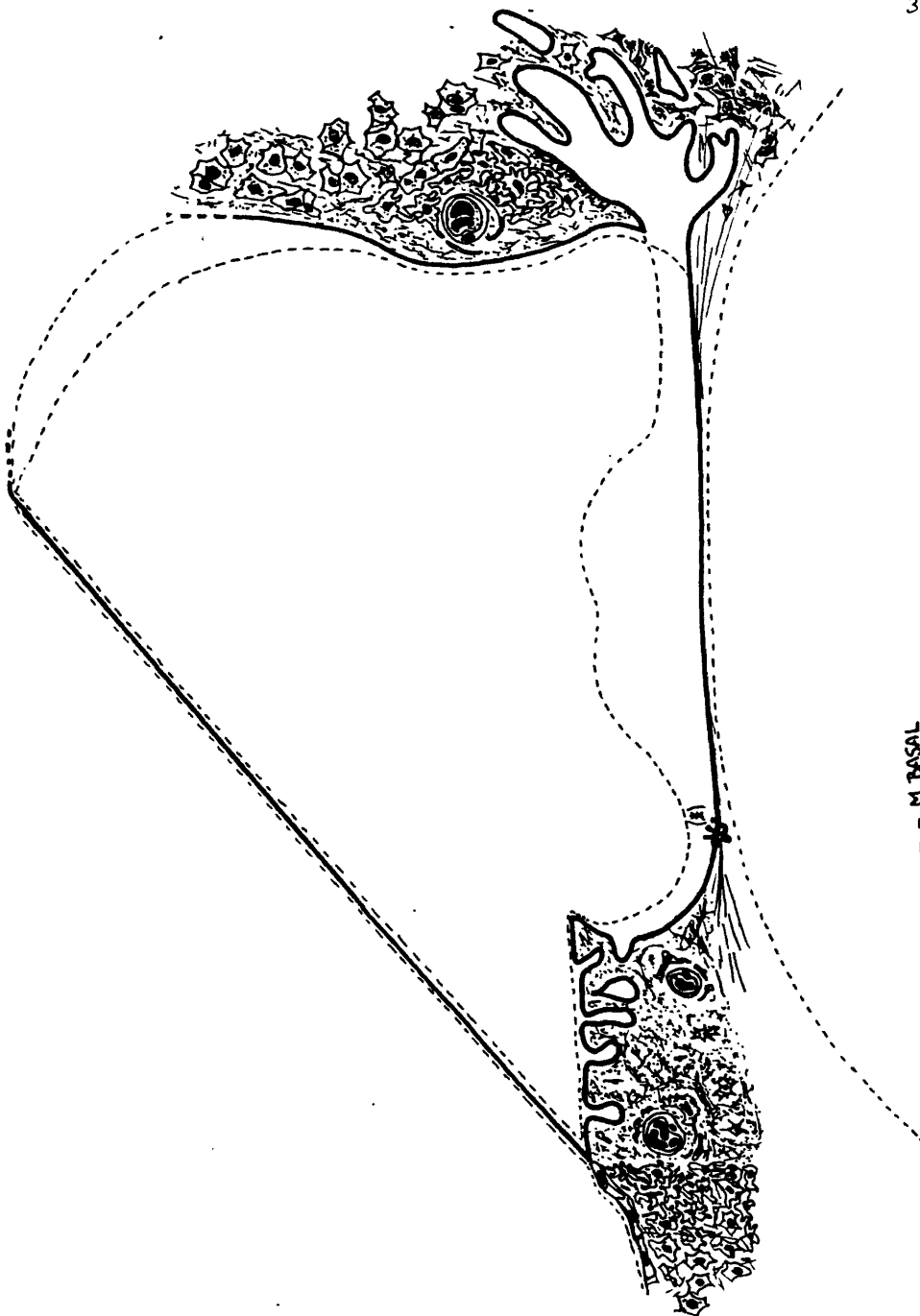


Fig. 10.-Representación esquemática de las probables vías principales de comunicación intercelular. El detalle del recuadro corresponde a la hipotética influencia de la membrana tectoria en el aporte de iones durante la despolarización de la célula sensorial.

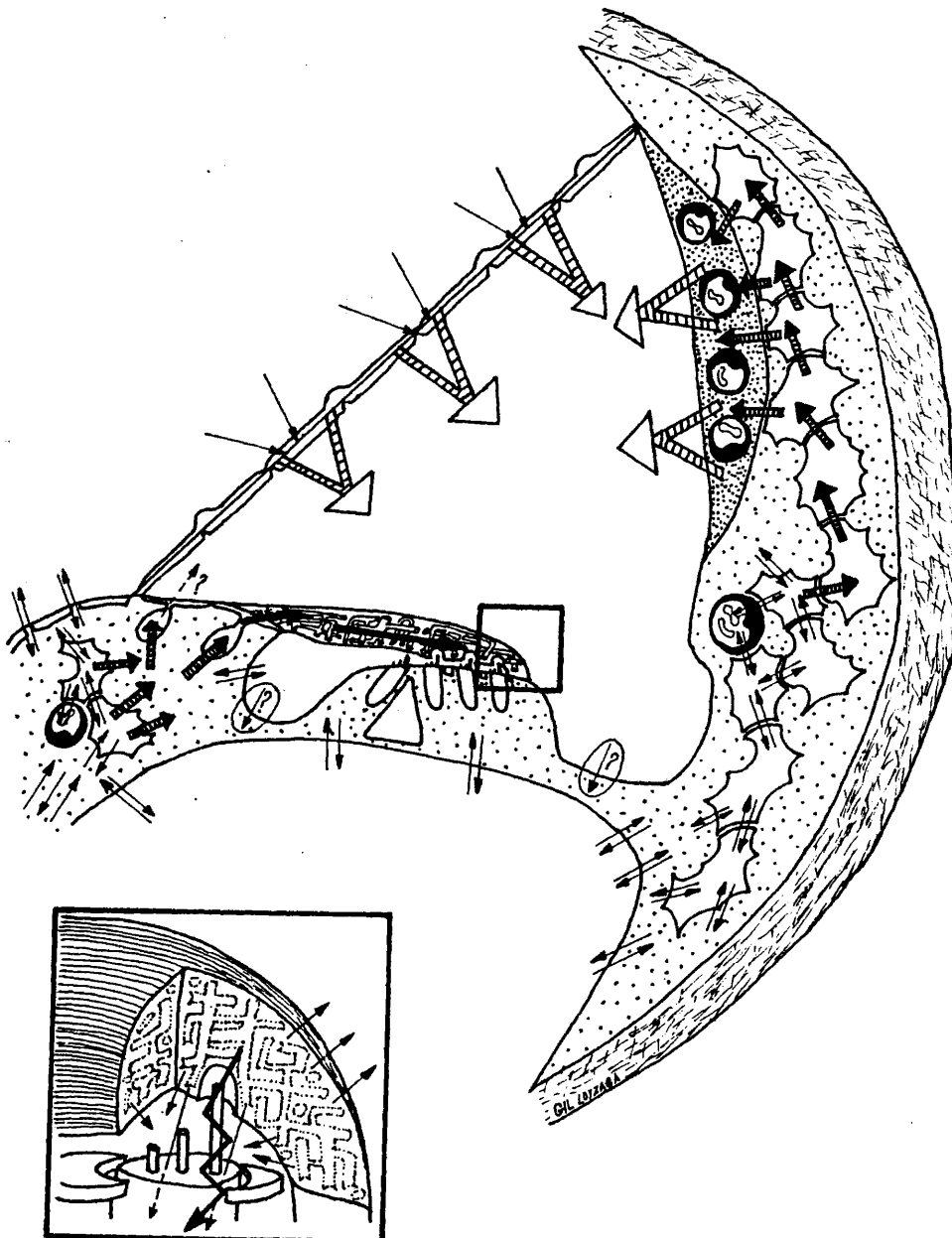
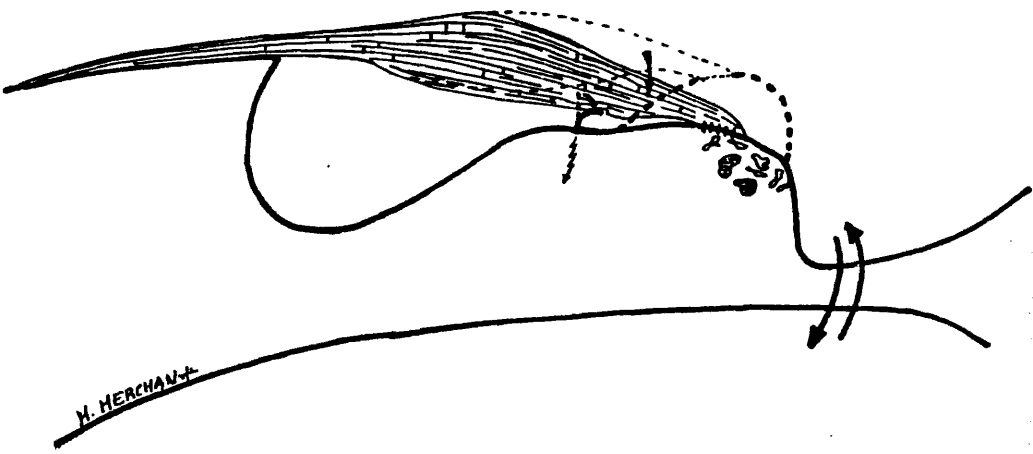


Fig. 11. - Interpretación gráfica de la interrelación entre la tectoria y las células de Hensen y su contenido en lípidos. La expulsión de los mismos daría lugar a un mejor acoplamiento entre cilios y tectoria al descender el anclaje externo de esta última. Las flechas indican la oscilación de la basilar como mecanismo inductor de la variación lipídica.

370

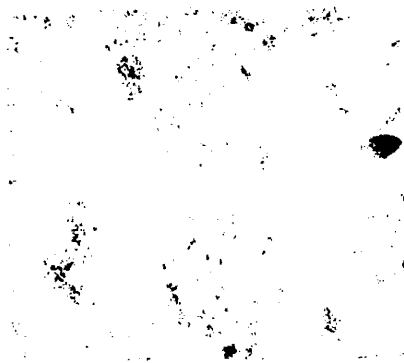
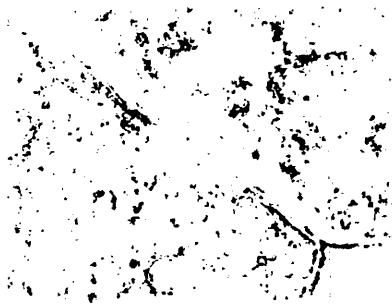


371



Fot. 2.- Membrana de Reissner. Material anhisto (*) entre las células peri y endolinfáticas. Las células perilinfáticas muestran finas prolongaciones; las endolinfáticas son mas anchas, de núcleo central, microvillis e interdigitaciones entre ellas (12.000 x). Detalle superior derecho, unión distal entre células endolinfáticas (130.000 x. Detalle inferior derecho, morfología del contacto intercelular subyacente al anterior. Se observa la interlinea clara y los refuerzos densos bilaterales. 48.000 x.

373

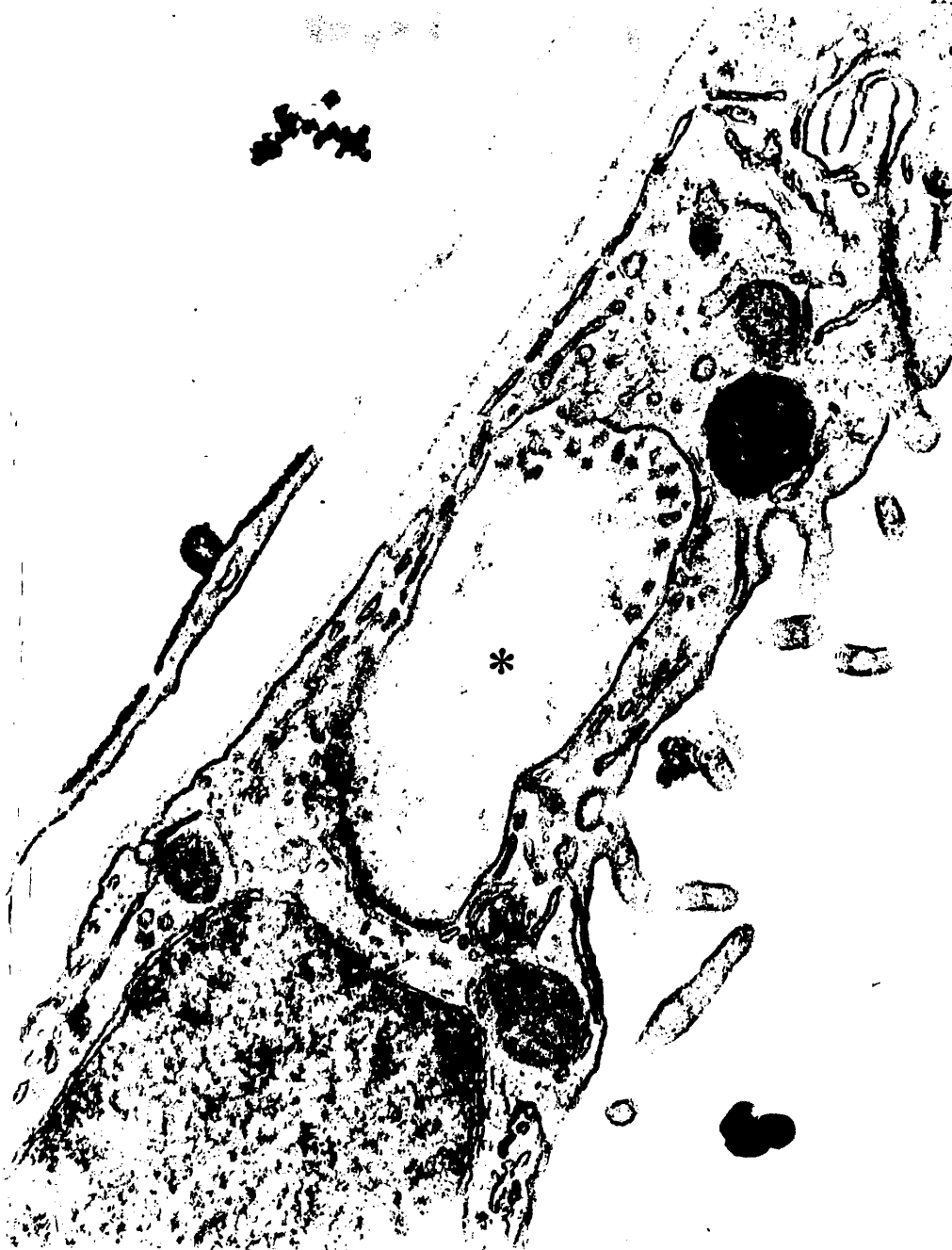


Fot. 3.- Detalle de las células de las caras endolinfática (E) y perilinfática (P) de la membrana de Reissner; se observa la membrana basal (flecha) y el material anhisto (*), con finas y cortas fibrillas, que se adapta a los espacios que dejan las dos caras de la membrana. A este nivel la célula perilinfática muestra muchas prolongaciones que se interdigitan entre si, modelando pequeñas uniones (flechas grandes). Observese los núcleos de ambas células con cromatina laxa, así como vesículas de micropinocitosis e invaginaciones entre las células endolinfáticas. 24.000 x.

375



Fot. 4.- Detalle citologico de la cara endolinfática de la membrana de Reissner, con su membrana basal correspondiente (flecha). La cara en contacto con la endolinfa muestra microvillis (*) con un contenido flocular algodonoso y vesículas de micropinocitosis en la cara que mira a la membrana basal. Pueden observarse, además, cuerpos densos y abundante retículo endoplásmico liso.
100.000 x.



Fot. 5.-Segmento de membrana de Reissner donde las células endolinfáticas muestran gran cantidad de interdigitaciones. La capa media presenta material anhisto y cortas y finas fibrillas dispuestas anarquicamente, adaptándose y rellenando los espacios que dejan las células. Observe la vacuola (*) sin membrana y con contenido de aspecto lipídico. 24.000 x.

319



Fot. 6.- Cara perilinfática de la membrana de Reissner con M.E.B. Los núcleos de estas células hacen protrusión hacia la perilinfa y su citoplasma se extiende como un fino tapiz con prolongaciones delgadas y finas (flechas) 7.500 x.

Fot. 7.- Cara endolinfática de la membrana de Reissner. Obsérvese como toda su superficie, excepto las pequeñas zonas en contacto con el núcleo, se encuentra totalmente cubierta por microvellosidades que se acumulan en los límites celulares, conformando un mosaico. 5.500 x.

381

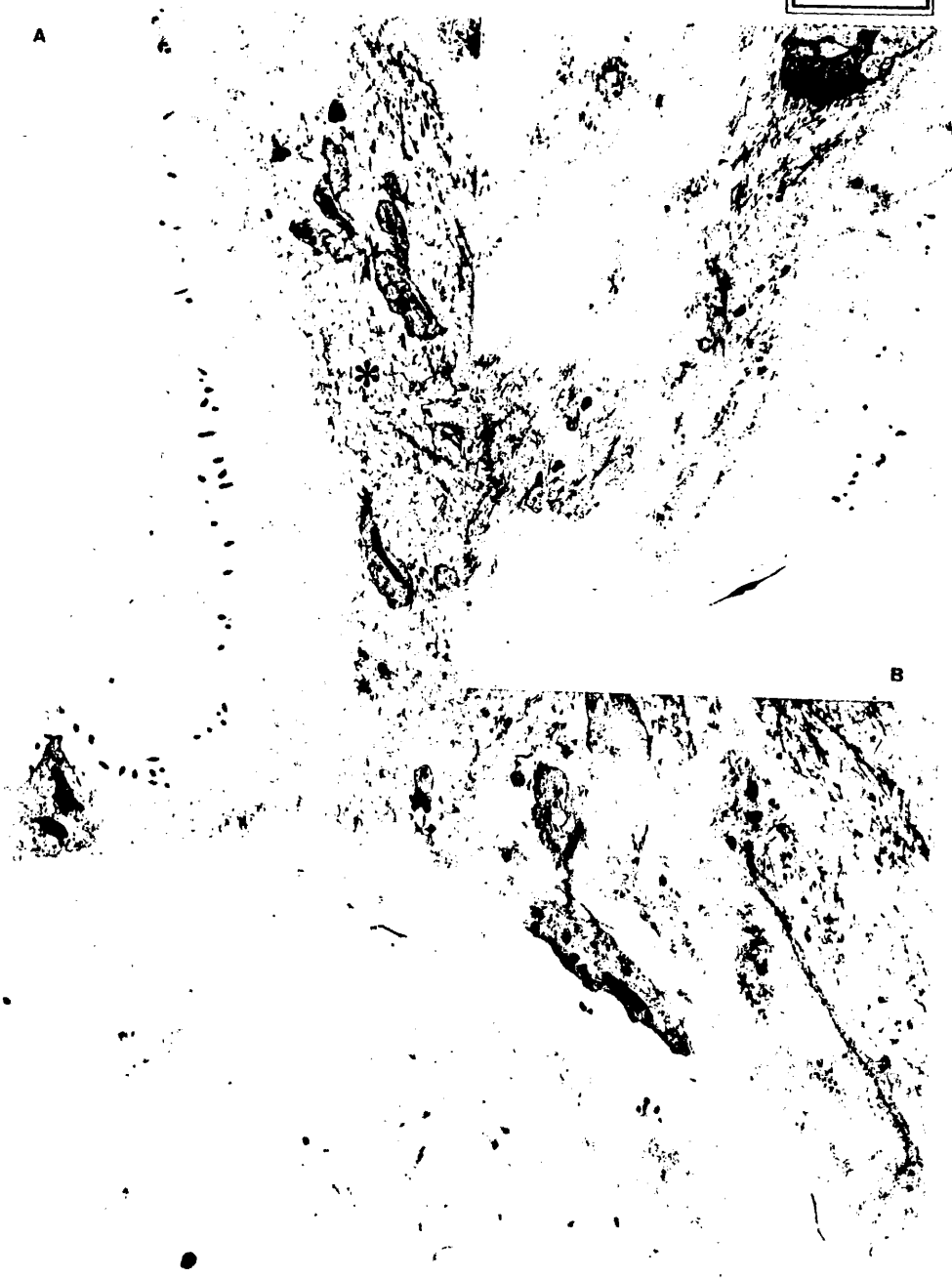
Lamina- VII

Fot. 8 A.- Inserción de la membrana de Reissner en el limbo espiral. La cara perilinfática (P) se ancla diversificandose en una amplia red de finas prolongaciones que se interdigitan entre si. La cara endolinfática se continua con 3 ó 4 células (B) que se reflejan sobre el limbo (*), al igual que la membrana basal (flecha fina), continuandose con el primer complejo de células interdentes. El corion límbico subyacente muestra fibras que se entrecruzan de forma irregular. (C). unión establecida entre las células de reflexión de la membrana de Reissner en el segmento apical de sus caras laterales, (D), imagen a gran aumento de las uniones indicadas con flechas gruesas en 8 A. A, 9.600 x; B, 6.300 x; C, 130.000 x.

383

A

B



Fot. 9.- Panorámica del corion límbico que muestra que muestra una sustancia fundamental electrolúcida en las zonas que bordean las células de este tejido. Las fibras (*) se entrecruzan anárquicamente y las células propias muestran gran cantidad de expansiones (flechas) que se entrelazan entre si. 7.200 x.

385

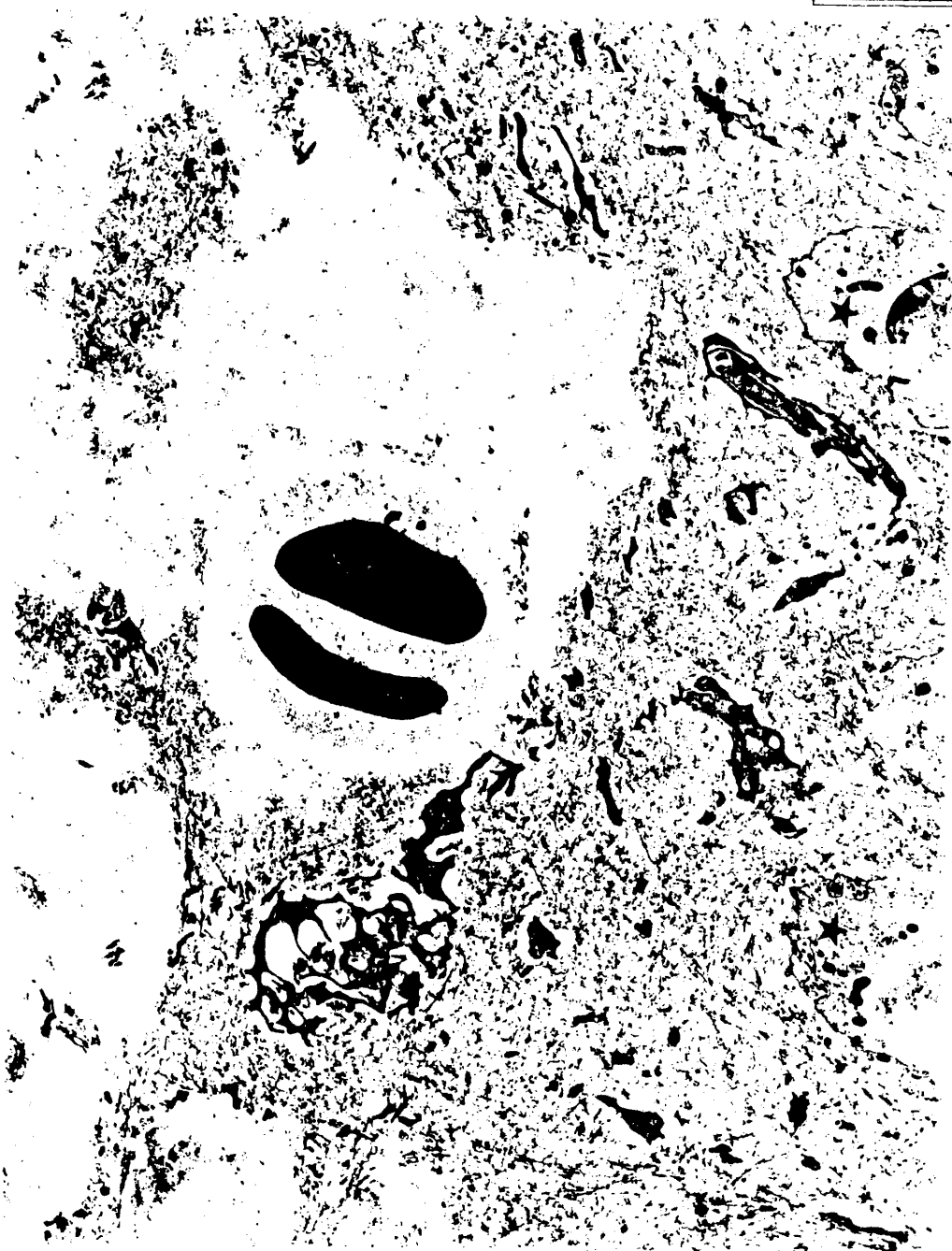


Lamiha IX

336

Fot. 10.- Corion límbico en áreas cercanas al nacimiento de la membrana de Reissner y subyacente a los primeros complejos interdentes (*). Las prolongaciones de las células de este tejido tienden a abrazar los vasos. Observese que los capilares de esta zona muestran un endotelio denso y basal continua con escasa pinocitosis. Las fibras del corion se entrecruzan de forma anárquica. 6.700 x.

387



Lamina X

388

Fot. 10 (detalle).- Imagen a gran aumento (168.000 x)
de las fibras del corion l mbico; se aprecia
una zona central m s clara.

389



Fot. 11.- Corion límbico profundo. Las células, a este nivel, son grandes con núcleo central y cromatina en gruesos grumos de distribución periférica. El citoplasma (C) es amplio, y muestra abundantes ribosomas y mitocondrias oscuras y pequeñas. Las expansiones citoplásmicas se interdigitan entre si y abrazan las fibras del corion, que tienden a disponerse en haces (flechas). 9.300 x.

391



Fot. 12.- Corion límbico en las inmediaciones del modiollo. Las fibras del corion (*) se disponen en haces entre las prolongaciones de las células de este tejido, que se encuentran unidas entre si por uniones de dos tipos diferentes (detalle), una unión (flecha fina) que deja una escasa hendidura electrolúcida y con refuerzos hacia el hialoplasma y otra (flecha gruesas) en la que las membranas se encuentran en aposición paralela sin dejar espacio y sin refuerzos. 32.000 x. Detalle: 60.000 x.

393



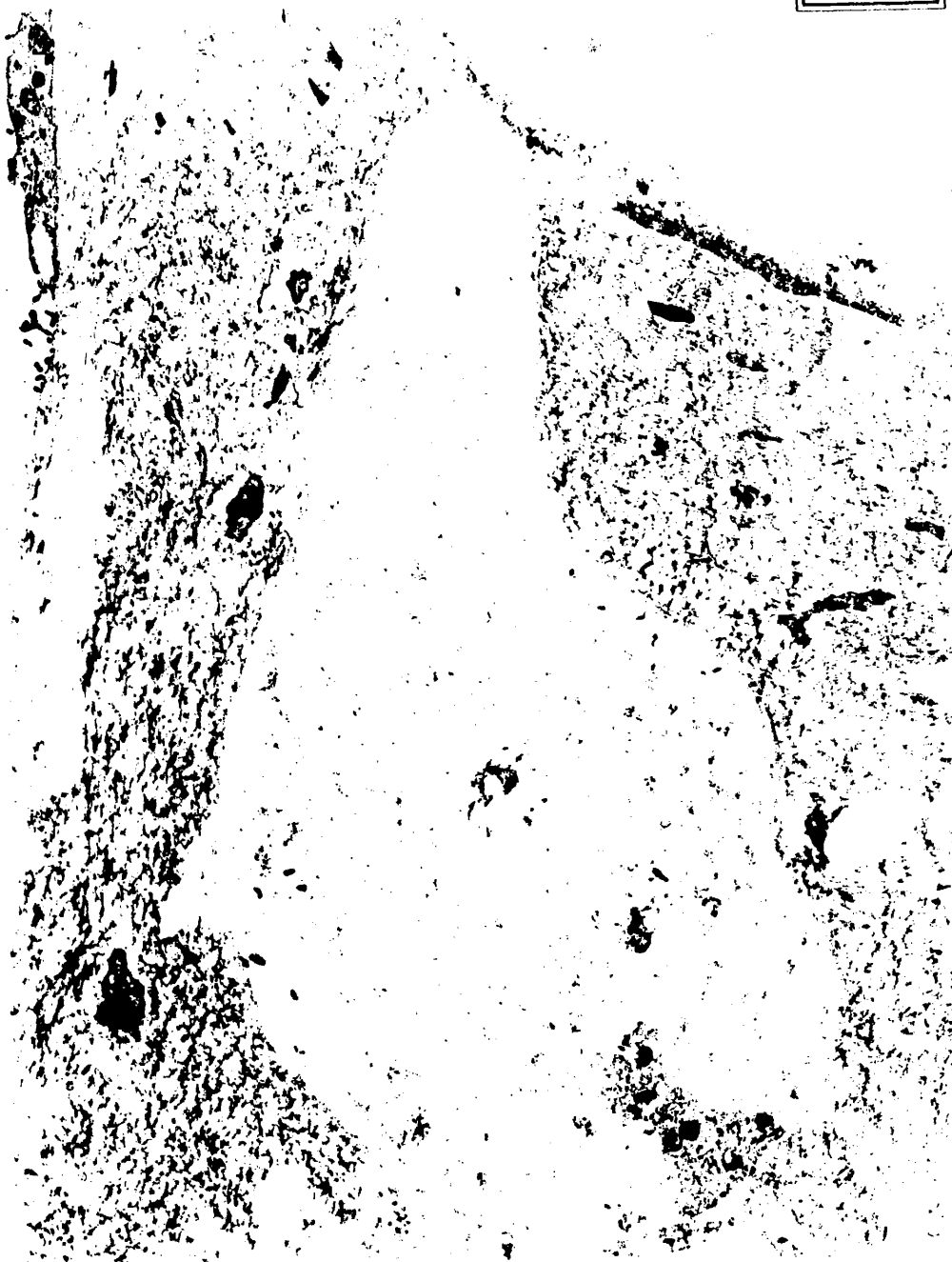
Fot. 13.- Cara superior del limbo espiral. Los complejos interdentes se encuentran separados del corion por una lámina basal (punta de flecha) continua. Las células interdentes superficiales (flechas) mandan unas prolongaciones de su citoplasma que se extienden por la cara superior del limbo e inmediatamente por debajo de la membrana tectoria (★); a este nivel, y en la parte superior de las células interdentes, se observan cuerpos densos. Los dientes de Huschke contienen fibras que se entrecruzan y los complejos interdentes orificios (*) cuya membrana presenta excrescencias a modo de microvillis. 5.500 x. Detalle: 250.000 x.

395



Fot. 14.- Complejo interdental del limbo espiral. Las células interdetales profundas (*) dejan canalículos irregulares entre si que se extienden desde la membrana basal a las proximidades de la superficie libre. El citoplasma de estas células muestra alguna vacuola sin membrana. El corion adyacente, separado de los complejos por la membrana basal, muestra gran cantidad de fibras. 13.000 x.

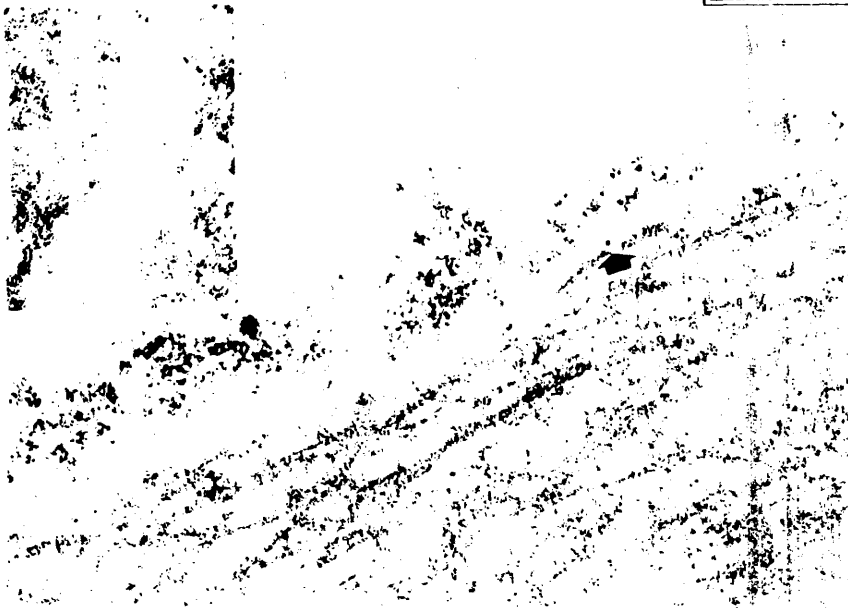
397



Fot. 15.- Parte superior del limbo donde las prolongaciones de dos células interdetales se unen haciendo relieve hacia la superficie endolinfática. La membrana basal (flecha) separa estas prolongaciones del corion. 42.000 x. Los contactos entre las células interdetales son de tipo ocluyente (detalle). 15.000 x.

Fot. 16.- Superficie endolinfática del limbo espiral liberado de la tectoria . Se observa el enlosado modelado por las expansiones apicales de las interdetales superficiales. Los orificios y excavaciones son manifestos . 6.000 x.

399



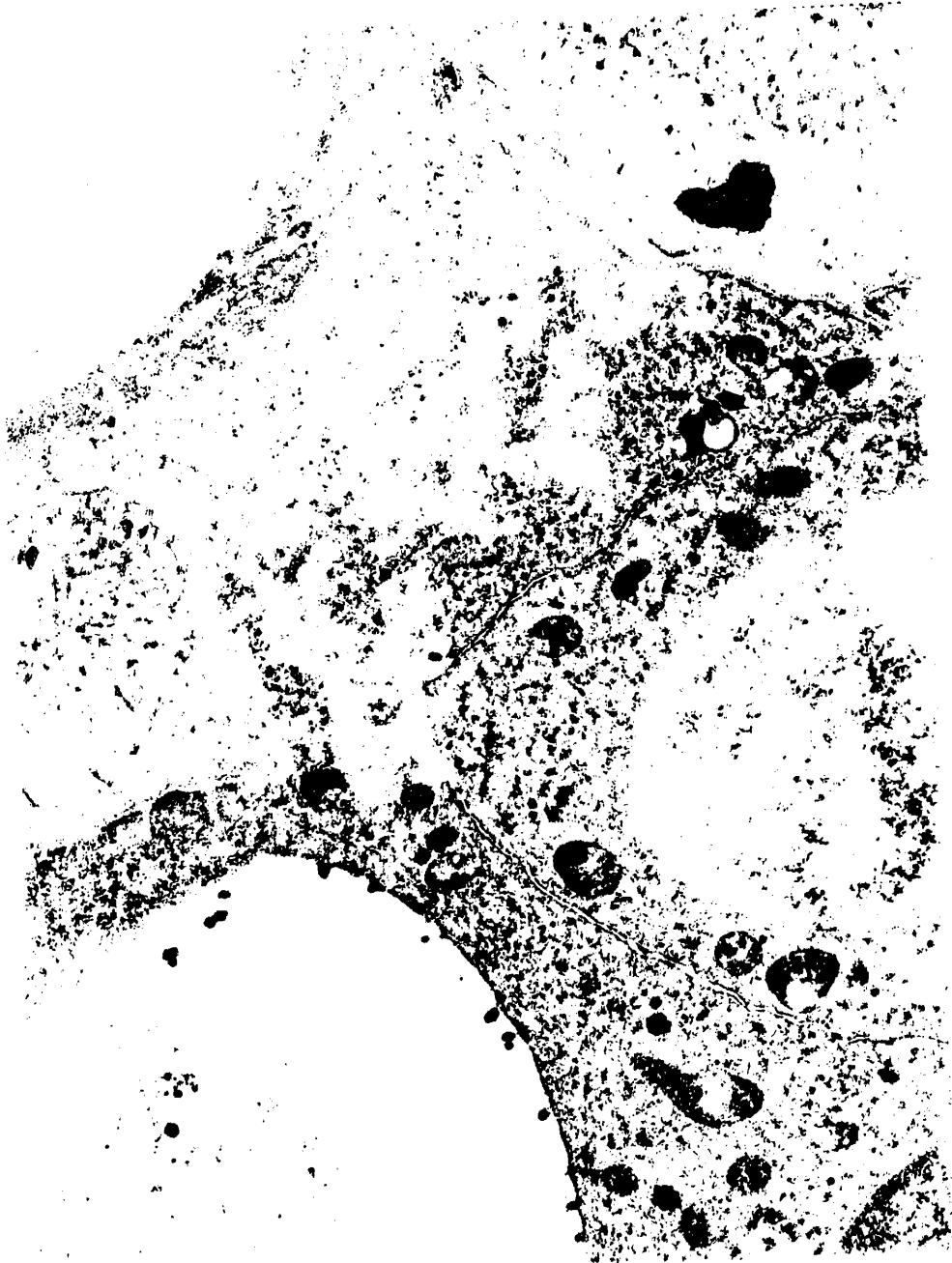
Fot. 17.- Panorámica del limbo espiral con complejos interdentes (flecha) en los que se observa de forma evidente canaliculos intercelulares y vacuolas (*) con contenido de aspecto lipídico. El corion del limbo muestra las células propias de este tejido cuyas prolongaciones tienden a abrazar los capilares de endotelio denso, escasa pinocitosis y muy dilatados; las fibras de distribución azarosa tienden a entrecruzarse. 3.300 x.

401



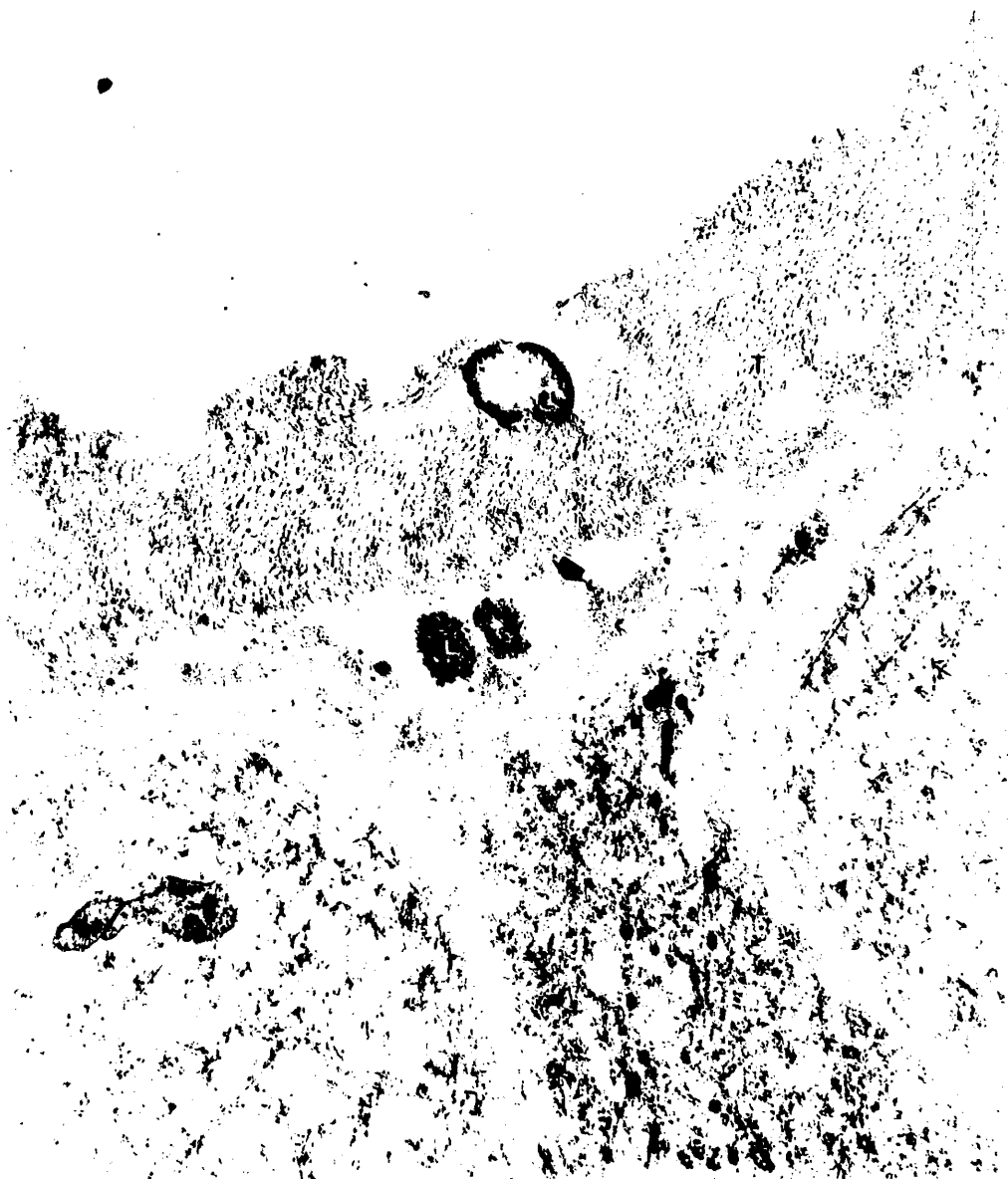
Fot. 18.- Parte superficial de un complejo interdental del limbo cuya porción apical muestra lisosomas (flechas) y áreas electrolúcidas irregulares proximas a las células que se continuan insensiblemente con un material denso y granular (*). 25.400 x.

403



Fot. 19.- Parte superior de un complejo interdental del limbo espiral, de cuyas prolongaciones parten pequeñas expansiones (flechas) que se adentran en la tectoria (T). La membrana tectoria contiene cuerpos lisosómicos (L) rodeados por un halo claro.
37.500 x.

405



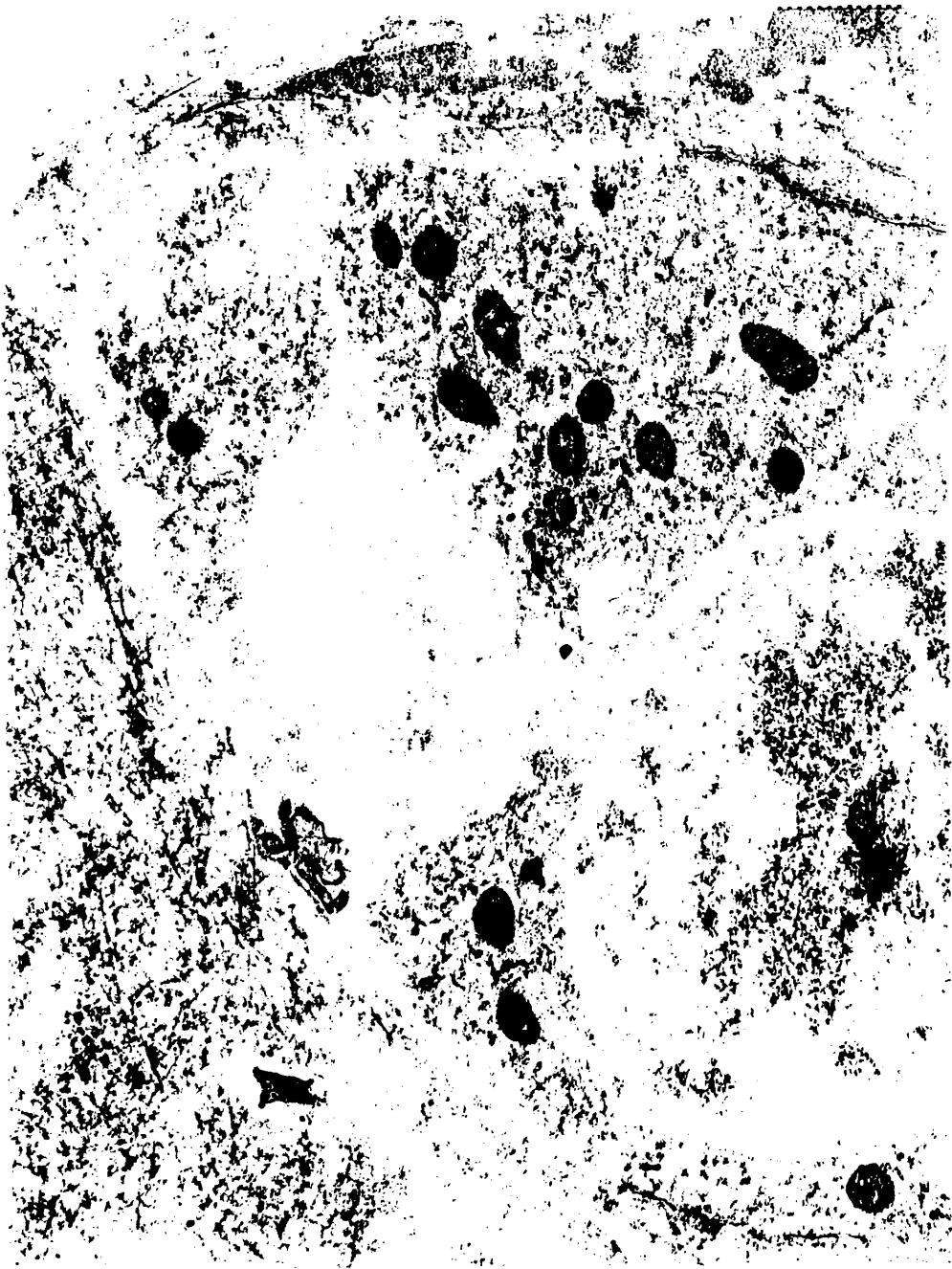
Fot. 20.- Limbo espiral a nivel del nacimiento de la membrana tectoria (flecha) a cuyo nivel se observan gran cantidad de lisosomas. Los canalículos interdentaes terminan abriéndose en la membrana basal (*), única estructura que los separa del corion límbico. 8.900 x.

407



Fot. 21.- Detalle de células interdentes profundas cuya membrana basal las separa del corion lumbico adyacente. Notesé la presencia de un material (*) finamente granulado y de densidad electrónica media en el seno de los canalículos interdentes, cuya luz solo está separada del corion por la membrana basal. 24.000 x.

409



Fot. 22.- Corte oblicuo a nivel del labio vestibular. Las células mitradas (*) se separan del corion lúmbico por medio de la membrana basal y se encuentran en íntima relación con las células del surco a las que bordean en su zona basal. 8.400 x. Estas células del surco muestran contactos entre sí (flechas), cuyas características se demuestran en el recuadro.

411



Fot. 23.- Limbo espiral a nivel del labio vestibular. Observese la relación de los complejos interdentes (flechas) con las células del surco espiral (▲) a través de las células mitradas (*). La membrana basal se refleja en el limbo separando estas estructuras del corion límbico. Note-se la presencia de una vacuola lipídica (L) en el seno de una célula interdental. 6.900 x.

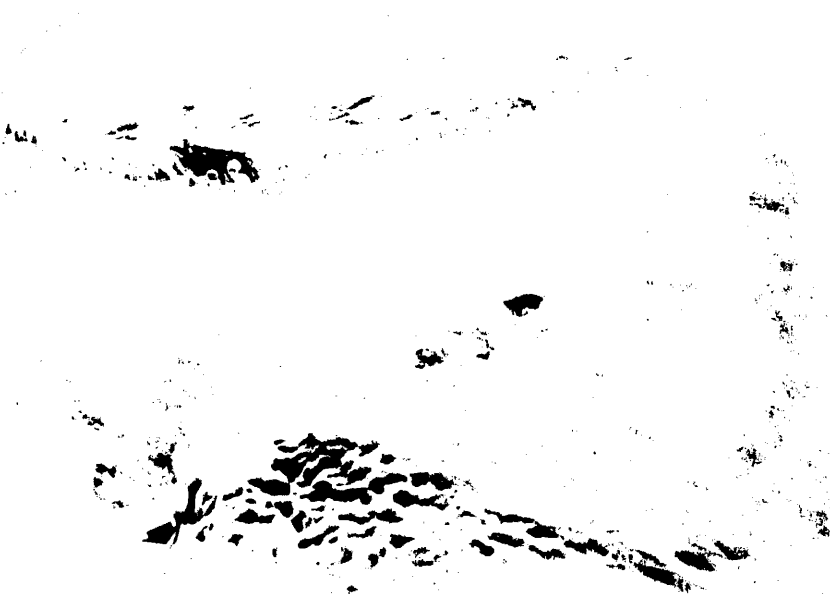
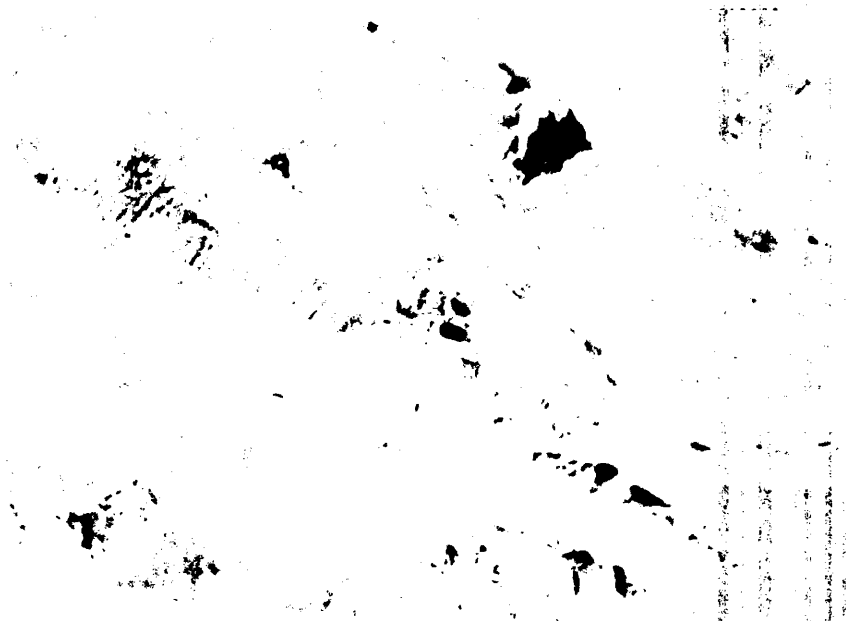
413



Fot. 24.- Imagen en superficie de la parte más externa del limbo espiral, que muestra gran cantidad de orificios. Observese el contorno dentado del labio vestibular. 2.750 x.

Fot. 25.- Panorámica en superficie del limbo espiral desde el nacimiento de la membrana de Reissner (flechas) hasta el labio vestibular (*). La región interna muestra gran cantidad de orificios que comunican con el exterior, en tanto que las áreas más próximas al labio vestibular no presentan apenas soluciones de continuidad. 1.800 x.

415



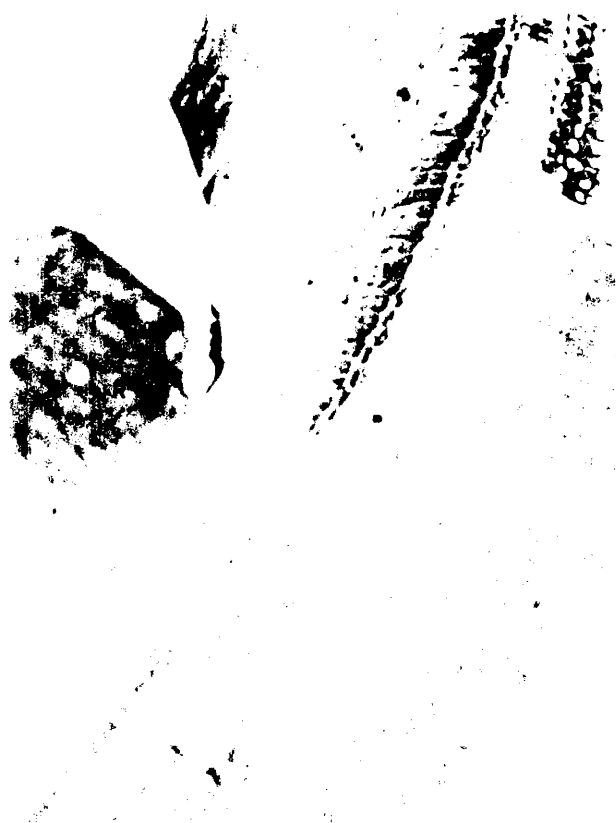
Fot. 26.- Corte perpendicular a nivel del labio vestibular. Notesé como las interdentes (flecha) junto con la membrana basal se reflejan a este nivel hasta contactar con las células del surco espiral (*). La membrana tectoria a este nivel presenta una capa anhistá (*) y una capa fibrilar (★) que se hace libre a este nivel. Pequeñas prolongaciones de las células interdentes se adentran en la capa anhistá de la membrana tectoria. 11.800 x.

417



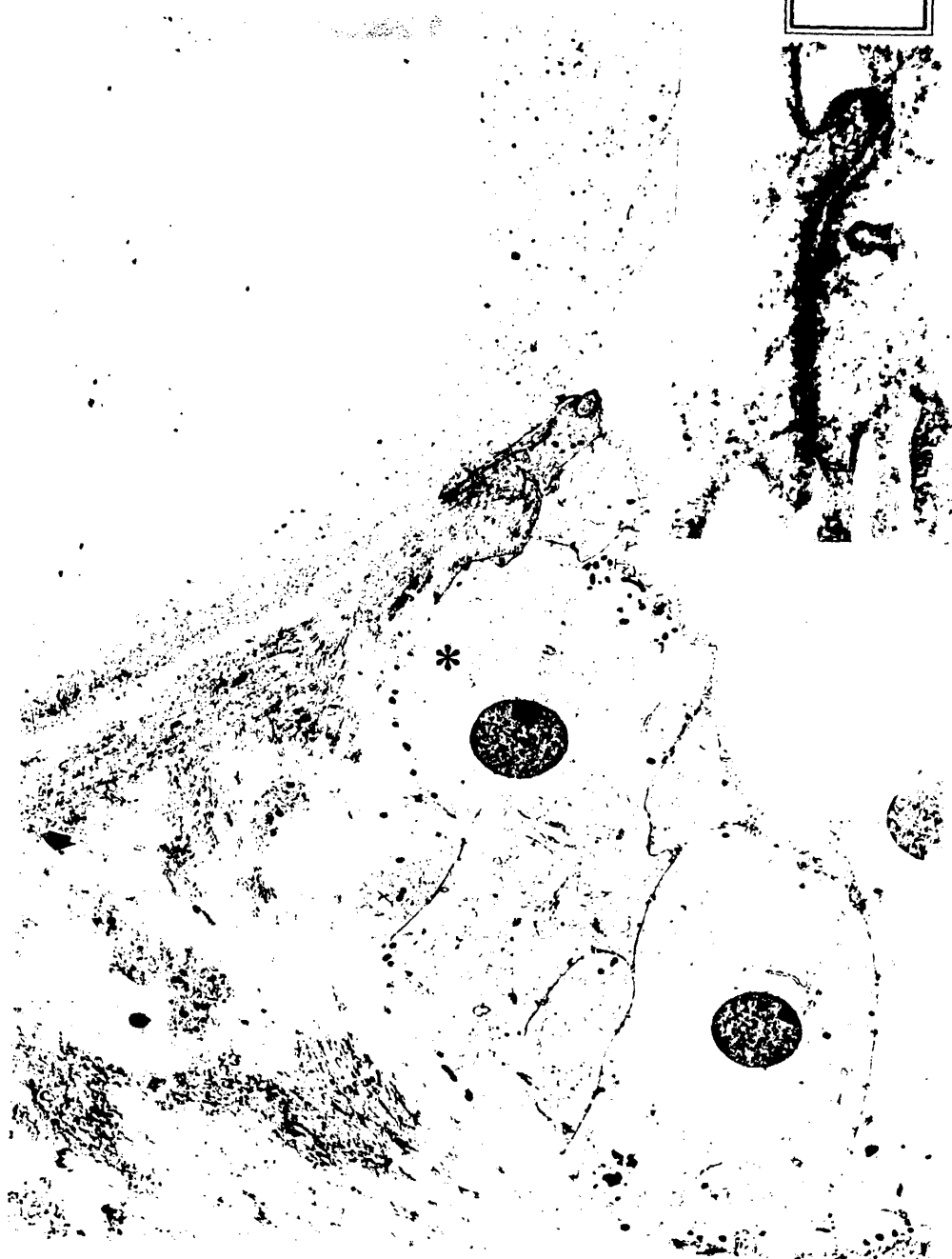
Fot. 27.- Panorámica en superficie de parte de la tercera espira. Observese todas las estructuras desde el limbo hasta las células de Hensen. Membrana de Reissner (R). Tectoria (T). Surco espiral interno (S). Marginales (M). Células ciliadas internas (I). Techo del tunel de Corti (P). Células ciliadas externas (E) y células de Hensen (H). 495 x.

4



Fot. 28.- Panorámica de la cara supero externa y lateral del limbo espiral. Complejos interdentales (flechas) en relación con las células del surco espiral interno; estas células muestra citoplasma claro, núcleo central, algunas mitocondrias en hileras, cuerpos lisosómicos y escaso retículo endoplásmico. Estas células se encuentran unidas entre si por complejos de unión (detalle) de tipo ocluyente con fusión puntiforme de las hojas externas de las membranas. Notesé toda la superficie endolinfática de estas células cubiertas por microvillis. 36.000 x.
Detalle: 108.000 x.

421



Fot. 29.- Limbo espiral a nivel del labio vestibular. La prolongación (flecha) de la última interdental se refleja en el labio vestibular y toma contacto con la primera célula del surco espiral (S), capa fibrilar (★) de la tectoria; la anhistia (*) se refleja hasta la primera célula del surco espiral. 30.000 x. Detalle: Unión entre la prolongación de la última células interdental y la primera del surco espiral; contacto ocluyente con fusión discontinua de la hoja externa. 250.000 x.

423



Lámina XXVIII

4

Fot. 30.- Capa fibrilar de la membrana tectoria en su porción libre cuyas fibras adoptan un carácter flexuoso. 40.000 x.

425

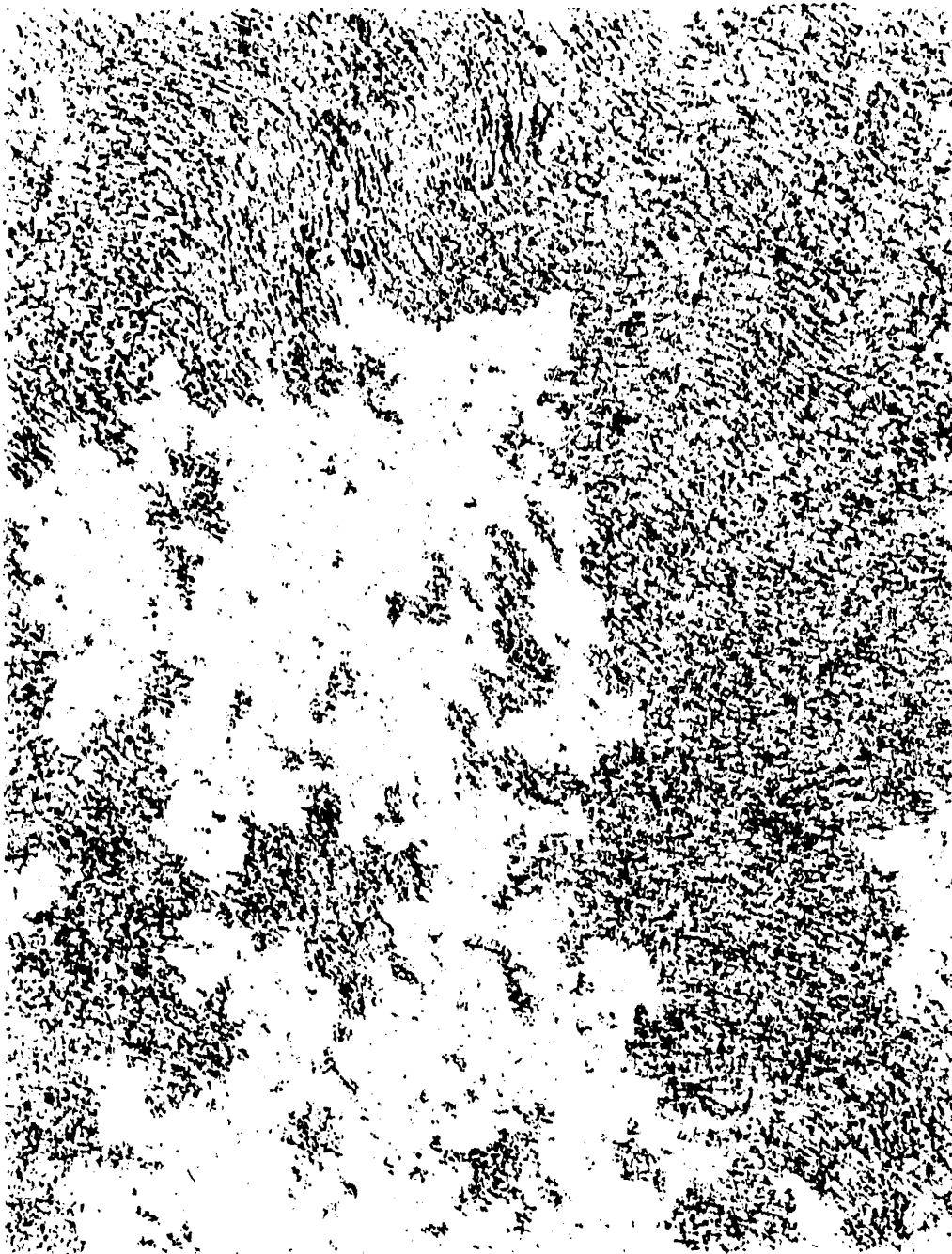


Lámina XXIX

426

Fot. 31.- Capa fibrilar de la membrana tectoria.
Los tractos fibrosos largos y paralelos
son atravesados por otros mas cortos y
perpendiculares. 220.000 x.

427



Lámina XXX

428

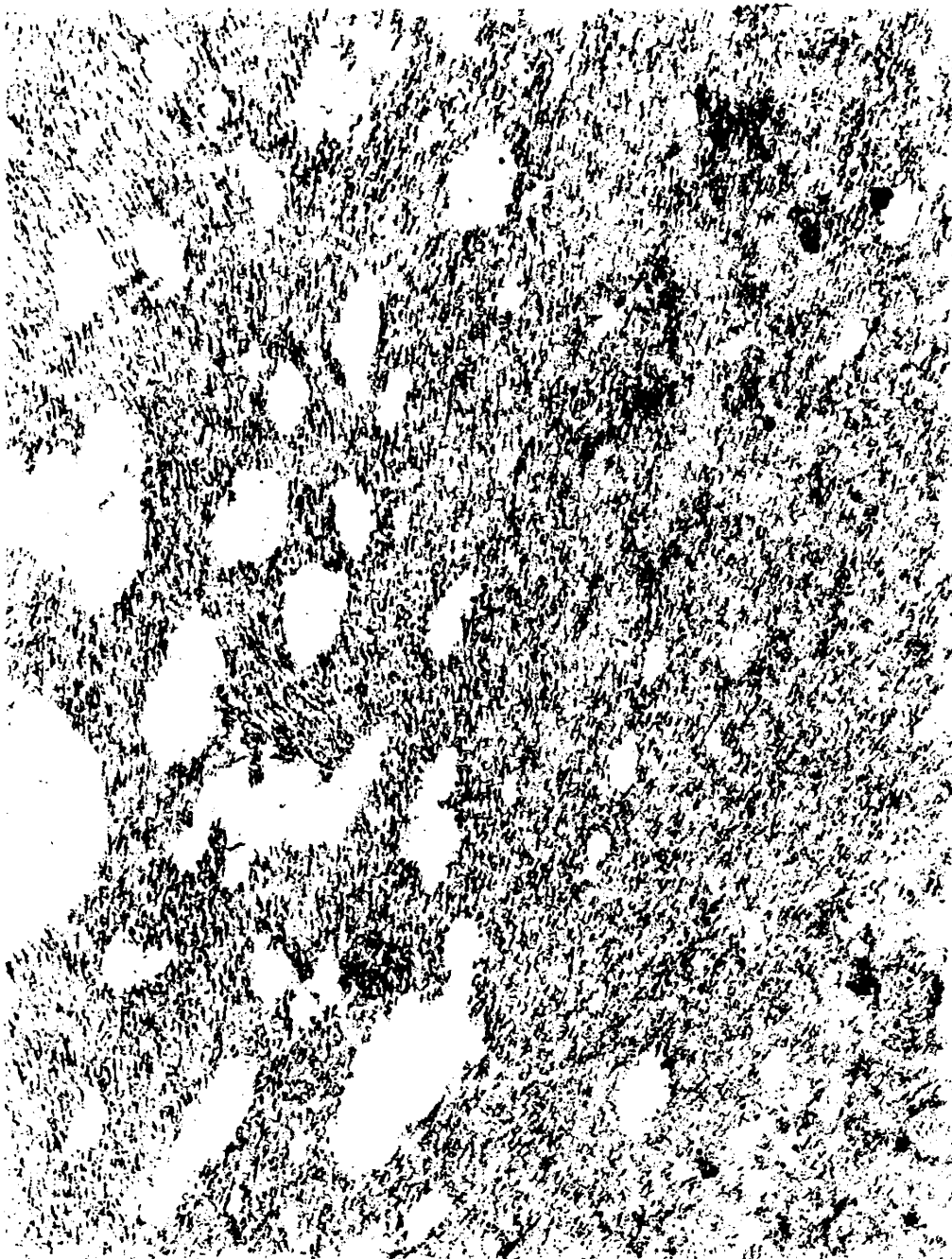
Fot. 32.- Superficie de la membrana tectoria en su porción libre, donde los tractos fibrosos largos se encuentran atravesados por otros mas cortos y de grosor variable. 12.500 x.

429

Lámina XXXI

Fot. 33.- Tectoria en areas alejadas del limbo espi-
ral. Observese la abundancia de soluciones
de continuidad de morfología y tamaño varia-
ble entre las fibras que componen la parte
libre de la membrana tectoria. 45.000 x.

431

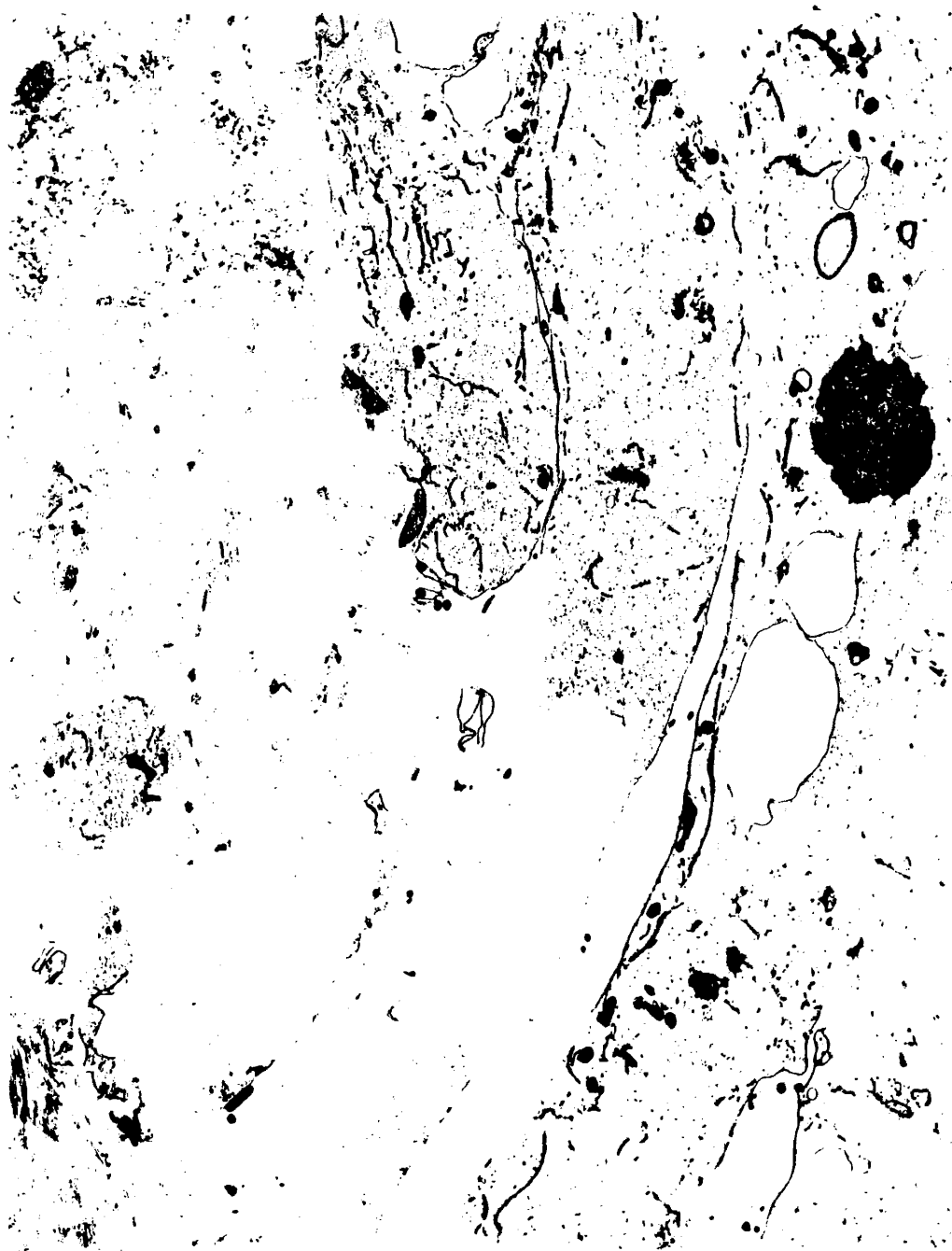


Fot. 34.- Microfotografía que ilustra la región interna y sus límites celulares. Células del surco espiral interno (*). Basilar (B) sobre la que asientan todas las estructuras. Células marginales (M). Deiters internas (D). Célula ciliada interna (I) y pilar interno (P). Observese como las células marginales, de núcleo basal, terminan en una prolongación larga y fina (flechas) que sube la célula de Deiters interna; la zona infranuclear es delgada y modela amplios espacios entre ellas (E). La membrana basilar a este nivel de abre en abanico y las fibras se disponen entre la sustancia fundamental electrolúcida. 2.160 x. Detalle: 220.000 x.



Fot. 35.- Células marginales de la región interna, con núcleo basal y acumulación de mitocondrias en la zona infranuclear. 8.400 x. Los polos apicales en contacto con la endolinfa, se encuentran unidos entre si en uniones ocluyentes (detalle) 98.000 x.

435



Fot. 36.- Detalle de la región interna que muestra el pilar interno y la parte basal de la célula de Deiters interna (D); observe la presencia de fibras nerviosas (*) entre las expansiones de la célula de Deiters interna. 13.200 x. A este nivel todos los contactos son de tipo comunicante (flechas), como se demuestra en el detalle. 180.000 x.

437



Fot. 37.- Imagen de la superficie endolinfática de las células marginales cubierta por microvillis mas abundantes en los límites celulares. 7.200 x.

Fot. 38.- Parte superior del tunel de Corti cubierta de microvillis y limitado por la hilera de células ciliadas internas (I) y la primera hilera de células ciliadas externas (E). 4.200 x.

439

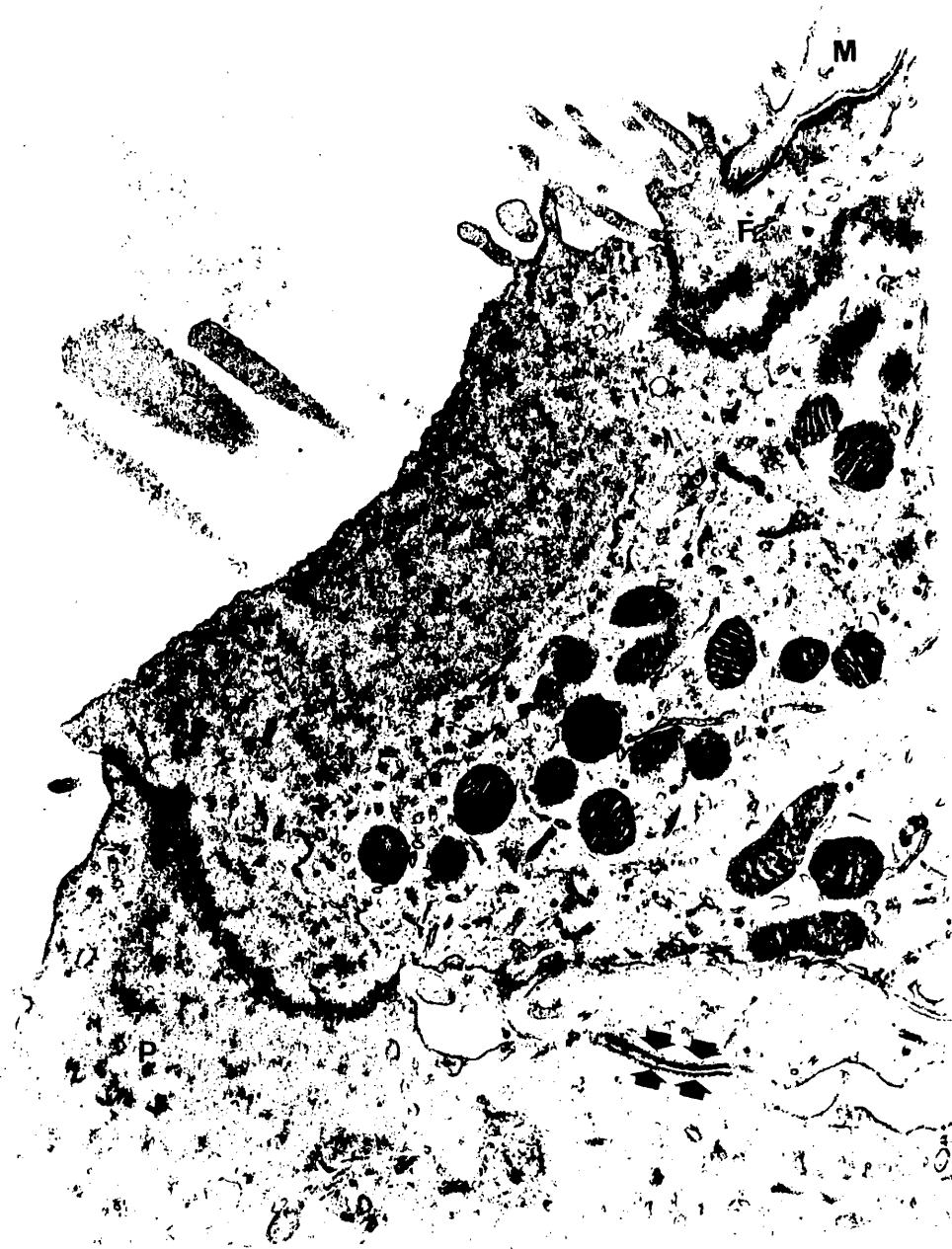
Fot. 39.- Célula ciliada interna (I) de cuyo polo superior o cutícula (C) parten los cilios. En la región supranuclear presenta gran cantidad de mitocondrias y retículo endoplásmico. La célula de Deiters (D) se encuentra parcialmente cubierta por la prolongación de la célula marginal. 5.500 x. Los polos endolinfáticos se encuentran unidos por uniones de tipo ocluyente (detalle superior. 150.000 x. y la parte inferior por uniones de tipo adherente (detalle inferior). 240.000 x.

411



Fot. 40.- Polo apical de las células ciliadas internas. La zona cuticular (C) contacta por un lado con el pilar interno (P) y por el otro con la prolongación falángica (F) de la célula de Deiters interna que muestra gran cantidad de microvillis y establece contacto con la expansión de la marginal (M). Las flechas señalan un grueso contacto adherente entre el pilar (P) y la porción externa de la célula de Deiters interna, que se introduce como un dedo de guante entre el pilar y la célula ciliada pero sin alcanzar el espacio endolinfático. 23.400 x.

443



Fot. 41.- Parte superior de la región interna. La prolongación de la célula marginal (M) contacta con la prolongación interna de la célula de Deiters interna (*) cuya superficie muestra gran cantidad de microvillis; esta unión (detalle superior izquierdo) 190.000 x., es de tipo ocluyente con fusión de la hoja externa, al igual que la unión de la prolongación falángica con la célula ciliada interna y de esta con el pilar interno (P) (detalle superior derecho). 200.000 x. La prolongación falángica externa (*) no contacta con la superficie endolinfática. 14.400 x.

445



Fot. 42.- Corte longitudinal a nivel de las células ciliadas internas, alojadas en las células de Deiters internas (*). Notesé como los cilios internos que parten de la cutícula (C) contactan con la membrana tectoria. 16.800 x. Detalle: tipo de unión, no apical, entre las células de Deiters internas y marginales y entre las células ciliadas internas y Deiters. 120.000 x.

447



Fot. 43.- Superficie de la región interna observada desde el modiollo. Observese las hileras de cilios internos de distintos tamaños a continuación de las microvellosidades de las células de Deiters internas que son muy abundantes a este nivel. 11.000 x.

Fot. 44.- Cilios internos vistos por su porción más externa contactando con la membrana tectoria cuya presión deforma algunos cilios. 33.000 x.

449



Fot. 45.- Parte basal de la región interna a nivel de la habénula perforata. Observese los espacios que deja la basilar y las prolongaciones de las células marginales (flechas) por donde discurren las fibras nerviosas, entre las que se observan gran cantidad de expansiones neuronales con hialoplasma denso y vesículas esferoides de contenido fuertemente osmófilo (*). 12.300 x.

451

Fot. 46.- Plexo espiral interno con los tres tipos de fibras nerviosas; Tipo I (A), fibras nerviosas con hialoplasma denso y vesículas de contenido fuertemente osmiófilo; Tipo II axones delgados de menor densidad hialoplasmica con neurotúbulos y neurofilamentos (B); Tipo III axones más grandes con neurotúbulos y mitocondrias (C). 40.000 x.

453



Lámina XXXXIII

4

Fot. 47.- Plexo espiral interno donde se observan fibras nerviosas tipo I con vesículas osmiófilas y vesículas más claras sin contenido aparente y fibras tipo II con hialoplasma más claro. 60.000 x.

455

Fot. 48.- Plexo espiral interno entre células de Deiters internas. Las fibras tipo I (A) de hialoplasma denso contactan con las fibras tipo III de axones grandes y menor densidad hialoplasmica. 23.000 x.

457

Lámina XXXXV

458

Fot. 49.- Sinapsis química asimétrica entre fibra tipo I (A) con gran cantidad de vesículas redondas, claras y algunas osmiofilas de disposición periférica. La post-sinapsis muestra microtúbulos. 90.240 x.

459

Fot. 50.- Detalle de fibras nerviosas tipo II, con gran cantidad de mitocondrias, que hacen contactos en determinadas áreas (flechas); los axolemas son paralelos y dejan una hendidura de anchura constante sin ningun engrosamiento ni disposición especial de las vesículas. 93.000 x.

461

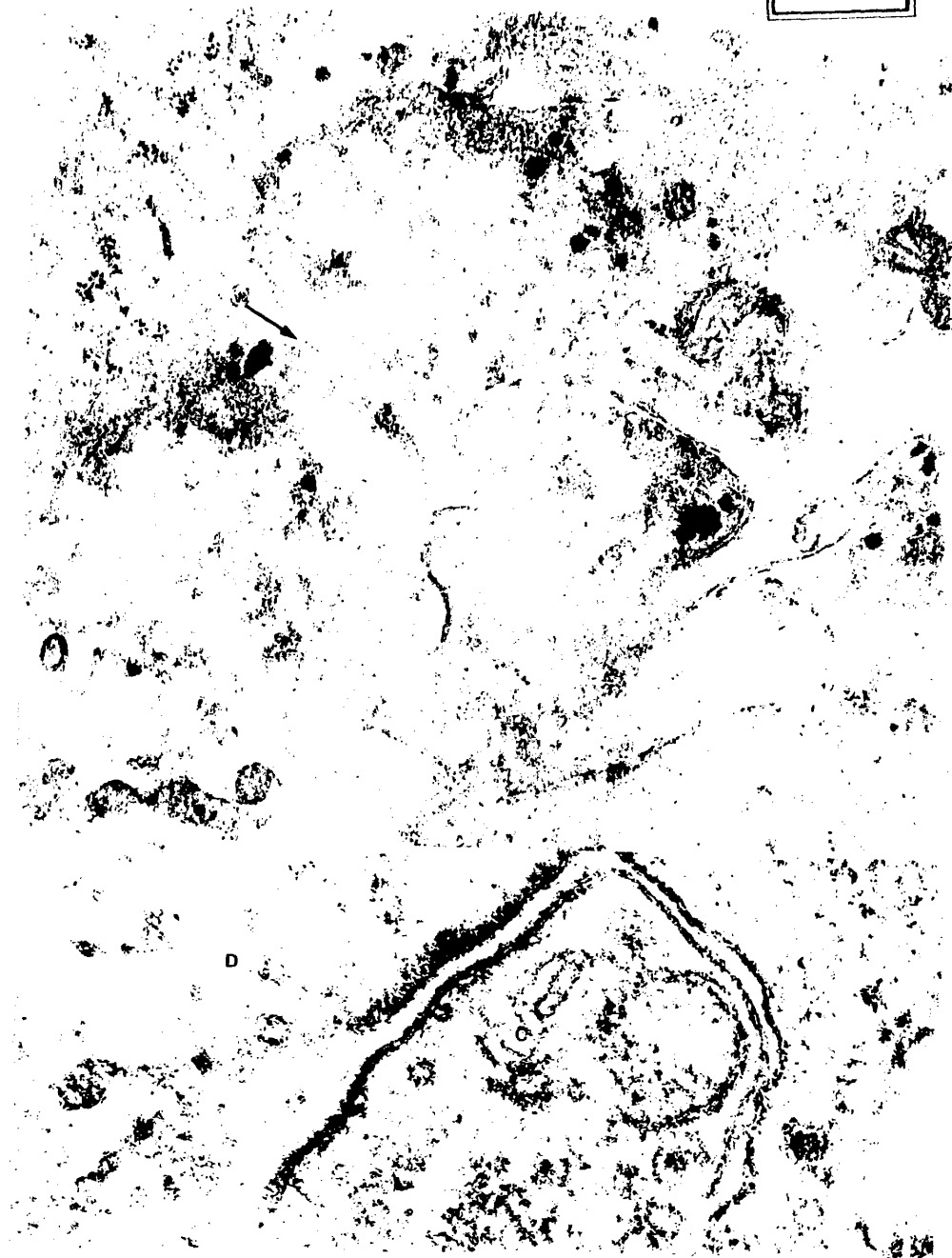


Fot. 51.- Fibras nerviosas tipo I del plexo espiral interno con zonas de aposición de membrana (flecha) y espacio intercelular vacío. 53.000 x.

Fot. 52.- Detalle de una fibra nerviosa tipo III (C) y célula de Deiters interna (D) que contactan de modo similar a como lo hacen las fibras tipo I y tipo II entre sí, sin ningún engrosamiento ni disposición especial de las vesículas. 150.000 x.

463

D



Fot. 53.- Zona inferior del pilar externo con el área clara que alberga el núcleo, de cromatina laxa y finamente granular y otra área oscura con microtúbulos entre los que se disponen las mitocondrias. El asterisco indica la zona densa o cuerpo vítreo de Held. Se separa de la capa fibrilar de la membrana basilar por una membrana basal (flechas). Entre la capa fibrilar y la capa de células de revestimiento timpánico se encuentra la capa anhistá donde se alojan los vasos. 9.000 x.

465

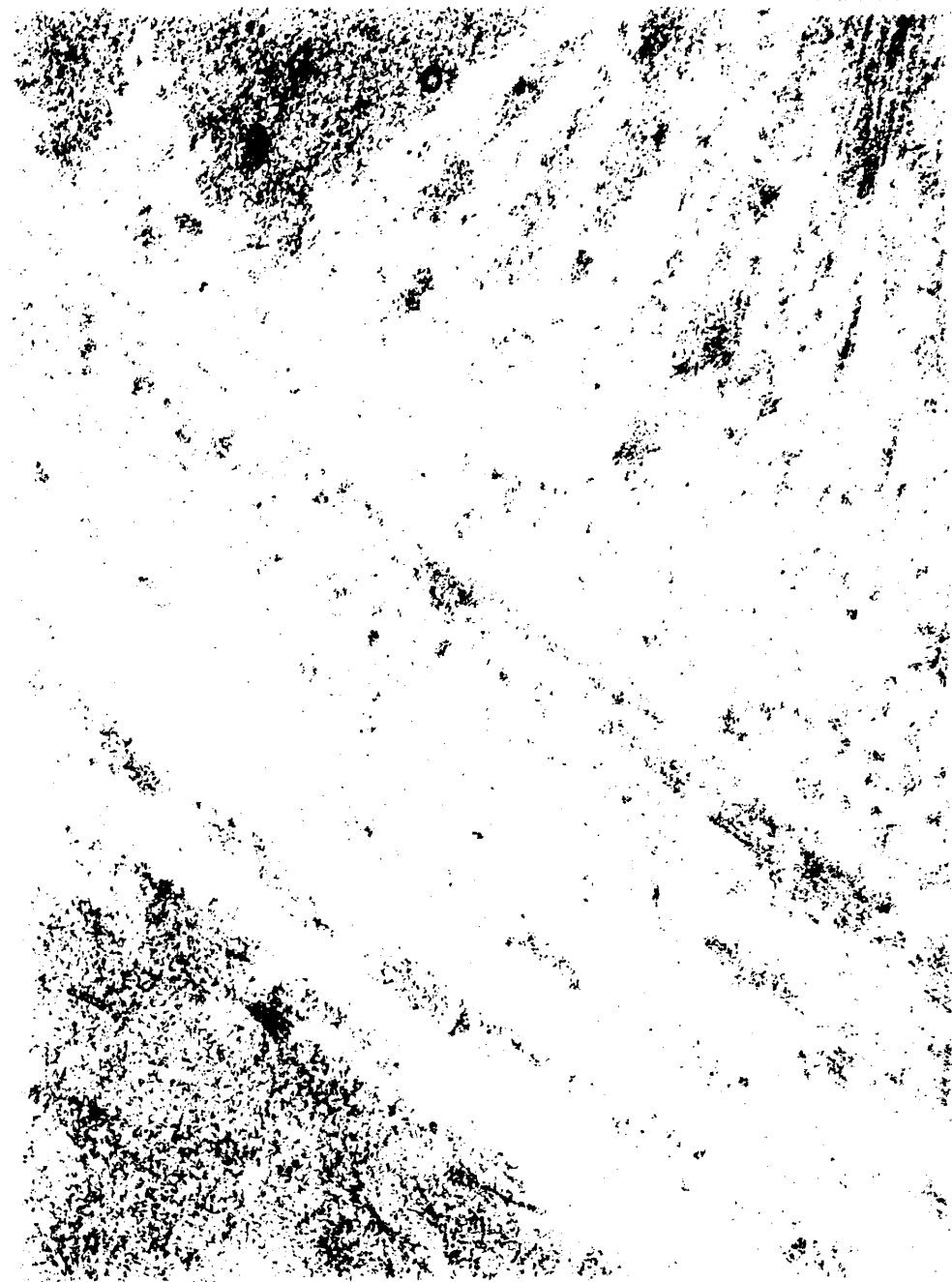
Fot. 54.- Base de pilar interno que asienta sobre la membrana basilar cuya capa fibrilar adquiere este aspecto a partir de esta zona hasta el limbo espiral separandose de los pilares por una membrana basal. Obsérvese el cuerpo vitreo de Held (*) rodeado por microtúbulos y entre los que se disponen las mitocondrias. El núcleo, situado en la porción clara, muestra grumos de cromatina de disposición periférica. 13.200 x.

467



Fot. 55.- Detalle de la porción densa de la parte inferior de los pilares y de la capa fibrilar de la membrana basilar. Los microtúbulos de los pilares casi alcanzan los refuerzos de membrana situados encima de la membrana celular en contacto con la basilar. 48.000 x.

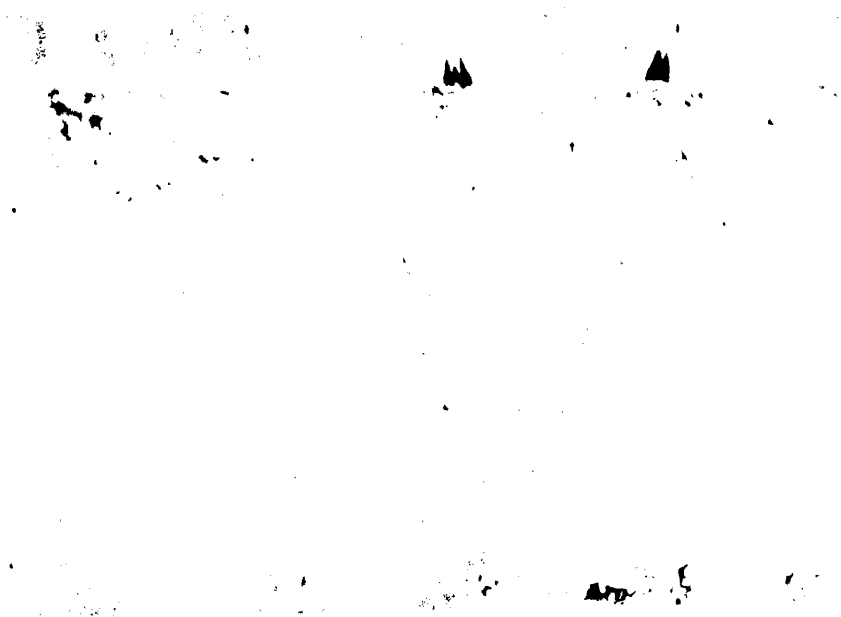
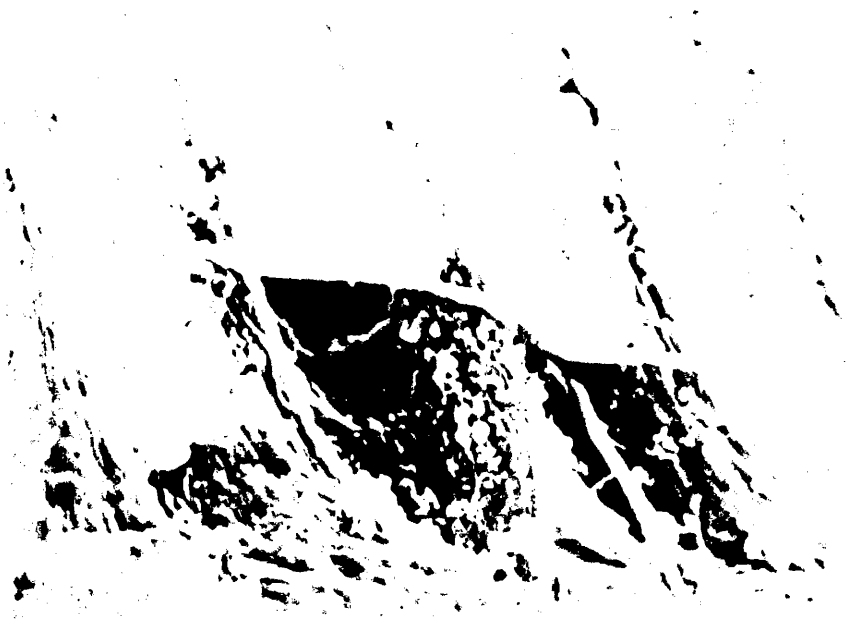
469



Fot. 56.- Parte basal de los pilares en una imagen en superficie donde se aprecia, en algunos puntos, el relieve de los microtúbulos y su forma de anclaje sobre la basilar. Notese la presencia de fibras nerviosas que abandonan el tunel. 7.000 x.

Fot. 57.- Superficie endolinfática del techo del tunel limitado por las células ciliadas internas y primera hilera de células ciliadas externas. 8.750 x.

471



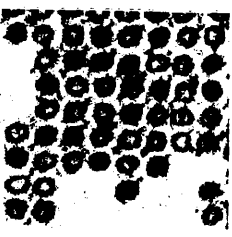
Fot. 58.- Parte media o tallo de los pilares formado por un grueso haz filamentosos separadas en haces más finos por bandas de hialoplasma. El tallo muestra algunas excrecencias (flecha) y un halo de hialoplasma que bordea la membrana celular. 28.000 x.

473



Fot. 59.- Corte perpendicular del tallo de los pilares donde podemos observar el grueso haz filamentoso separado en haces más finos por hialoplasma y donde los microtúbulos y neurofilamentos parecen formar una estructura muy organizada . (detalle).
66.000 x. Detalle: 197.000 x.

475



Fot. 60.- Tallo de células de los pilares donde se observan evaginaciones o excrecencias de mediano calibre y longitud. 17.000 x.
Detalle: 110.000 x.

Fot. 61.- Parte superior del tunel de Corti modelada por la articulación de los pilares internos (A) y externos (B). Se ha retirado la región de las células ciliadas externas con el fin de exponer las cabezas de los pilares externos y el segmento apical (*) del tallo de los mismos.
3.500 x.

477



Fot. 62.- Zona capital de los pilares interno y externo donde los microtúbulos del tallo se abren en abanico terminando en un material anhisto. Se articulan por medio de una unión larga de centro claro y condensaciones laterales y simétricas. T (túnel de Corti). 12.600 x.

479



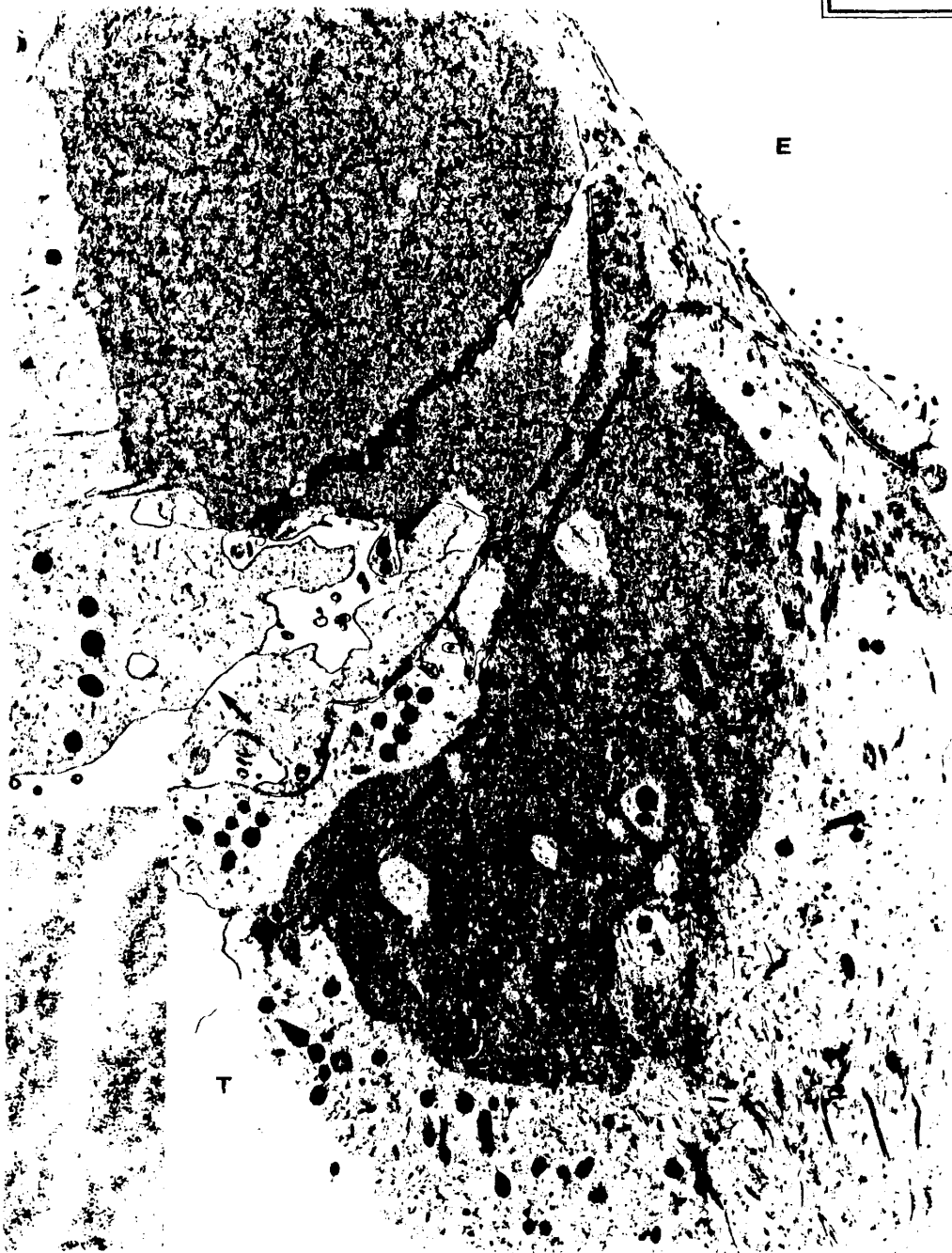
T

Fot. 63.- Porción capital de los pilares. Observese la presencia de un material anhisto finamente granular y denso que ocupa las dos terceras partes de la cabeza. La unión entre ellos a este nivel es de tipo adherente con zona central clara y condensaciones laterales. T (tunel de Corti). E (superficie endolinfática) 12.600 x. El recuadro muestra la configuración de la unión indicada con una flecha. 25.000 x.

481

E

T



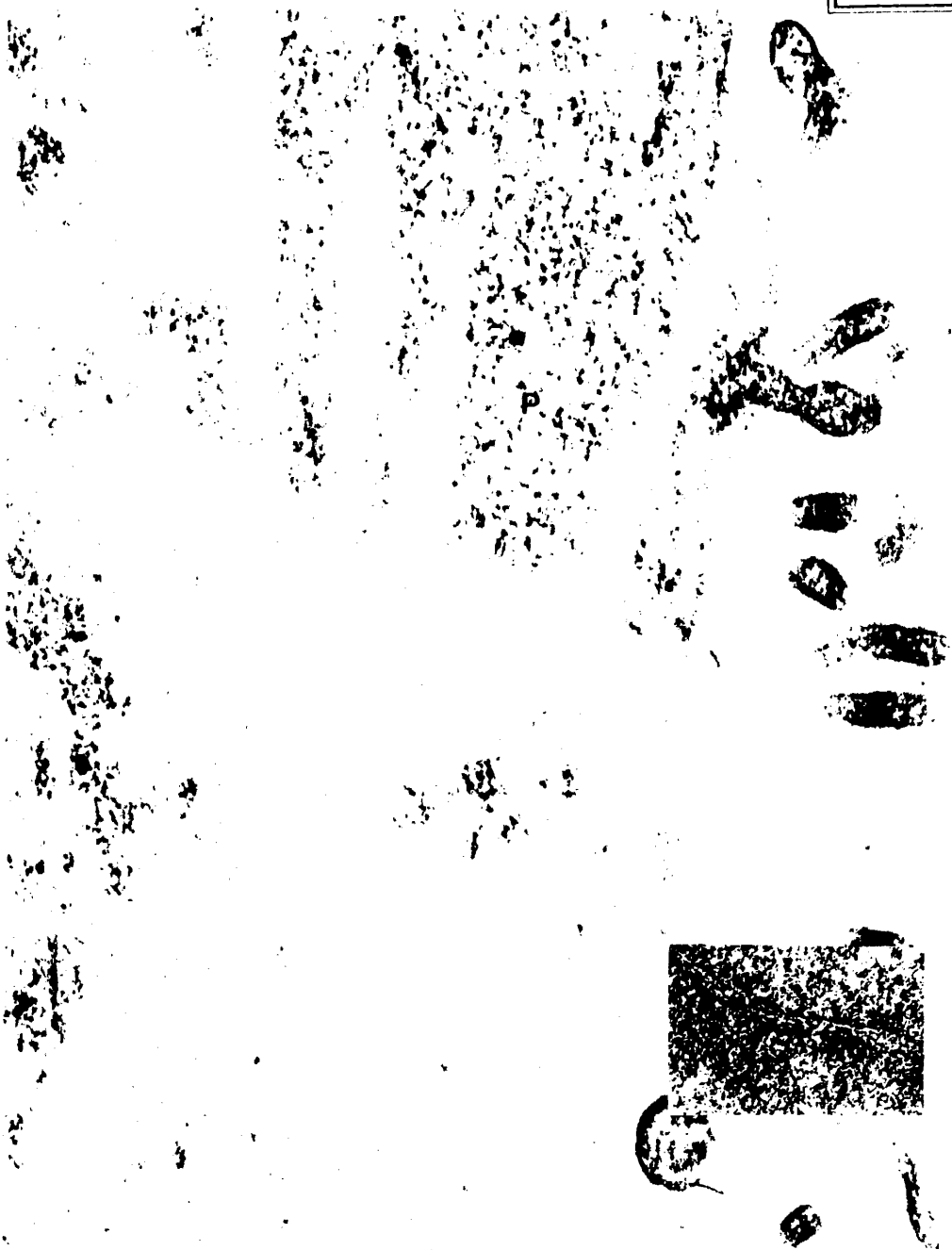
Fot. 64.- Parte superior de los pilares donde podemos observar la prolongación del pilar interno (flecha) ocupada por microtúbulos que contactan directamente con la primera hilera de células ciliadas externas y con el pilar externo (detalle).
11.700 x. Detalle: 63.000 x.

483



Fot. 65.- Unión entre la prolongación del pilar interno (P) y la primera célula ciliada externa (C). Se aprecian fusiones punti-formes de la hoja externa de ambas membranas (ilustradas a mayor aumento en el recuadro), así como el material denso que bordea la unión y sobre el que terminan los filamentos de la expansión del pilar interno. 52.500 x. Detalle: 100.000 x.

485



Fot. 66.- Membrana basilar a nivel del tunel, entre los pilares interno y externo. A este nivel presenta una capa fibrilar debajo de la membrana basal, un material anhisto en cuyo seno se alberga un capilar; por debajo, capa de células del revestimiento timpánico cuyo citoplasma se encuentra prácticamente distribuido por sus prolongaciones. En esta imagen se puede apreciar también como la capa fibrilar a nivel del pilar interno (I) se abre en abanico. 4.400 x. Las uniones celulares a este nivel son de tipo comunicante. Detalles: 330.000 x. 170.000 x,

487



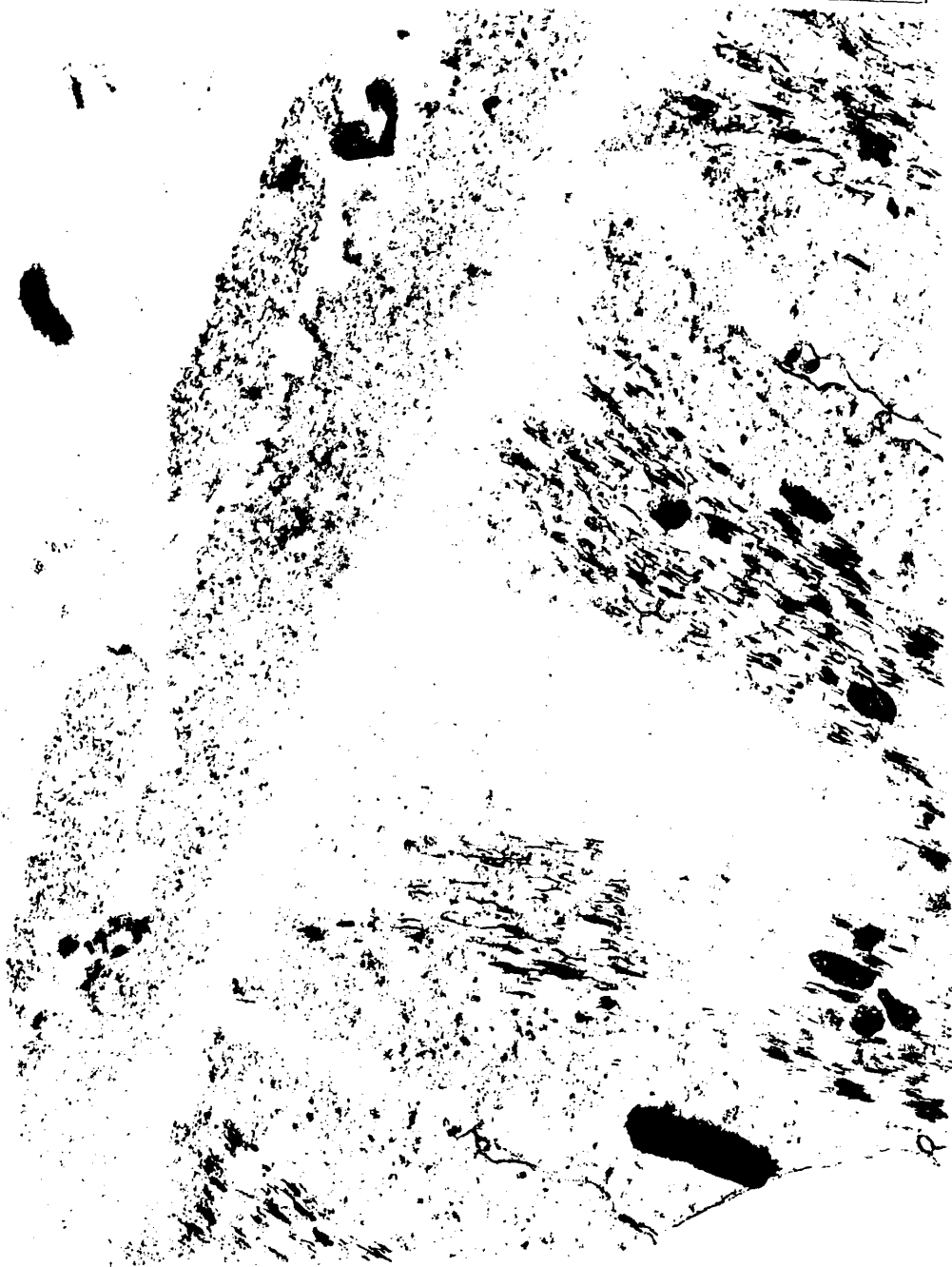
Fot. 67.- Membrana basilar debajo del tunel de Corti donde se aprecia claramente la membrana basal que separa la capa fibrilar de la porción interior de los pilares. Las uniones intercelulares son idénticas a las ilustradas en la lámina precedente. 12.000x.

489



Fot. 68.- Porción inferior de los pilares donde se aprecia claramente la estructura del cuerpo vitreo de Held y su reflexión sobre las uniones de hendidura clara, reforzandolas. 49.500 x.

491



Fot. 69.- Parte inferior de los pilares por cuyo seno discurren fibras nerviosas empaquetadas mediante una unión tipo comunicante. 64.800 x.

Fot. 70.- Superficie de la parte inferior del tunel de Corti observada desde arriba. Entre los pilares se ve aflorar las fibras nerviosas (flecha). 5.500 x.

493

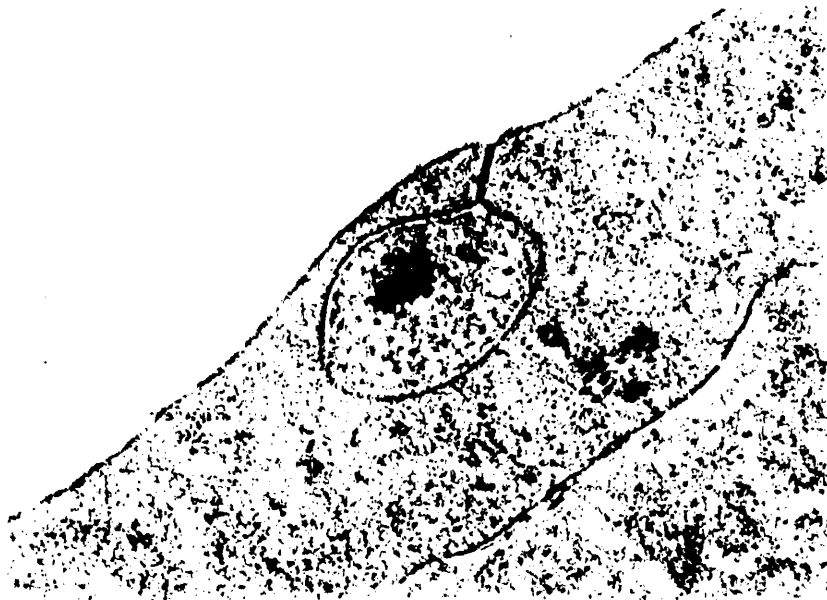


Lámina LXIII

494

Fot. 71A- Parte Parte inferior del pilar interno
entre membrana basilar y tunel de Corti;
en éste se observan fibras nerviosas
cortadas de través. En la foto 71B, en-
trada de las fibras nerviosas al tunel
a través de los pilares (P). A: 11.117 x.
B: 12.480 x.

495

A

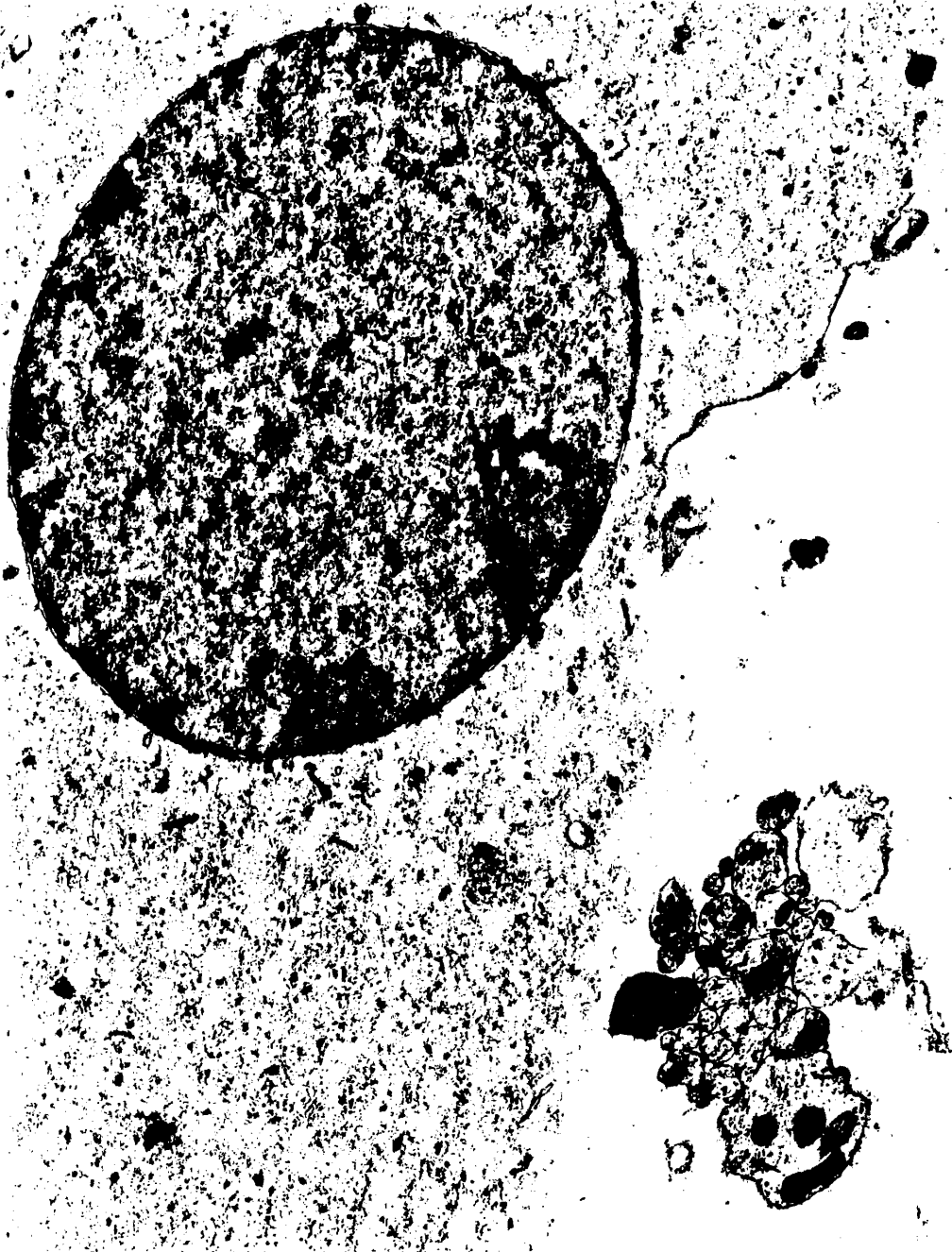
B

P

P

Fot. 72.- Parte inferior de célula del pilar en su porción medial con respecto al tunel de Corti. Las fibras nerviosas que nos encontramos en el tunel son generalmente tipo II, aunque entre ellas se observe alguna tipo III y tipo I. 21.600 x .

497



Fot. 73.- Célula ciliada externa. Observense todas sus partes y estructuras (C) zona cuticular de donde parten los cilios. En la zona subcuticular existe acumulación de mitocondrias y una disposición especial del retículo endoplásmico (flechas). de forma paralela a la membrana celular, que se suele acompañar de mitocondrias. H, cuerpo de Hensen que consiste en retículo endoplásmico liso dispuesto concéntricamente y rodeado de mitocondrias. Debajo del núcleo, en la porción mas basal, se encuentra el denominado cuerpo de Retzius. (R). Las flechas gruesas indican las terminaciones nerviosas. 3.500 x.

499



Fot. 74 A.- Panorámica en superficie de la parte media de la espira basal de órgano de Corti. Las tres hileras de células ciliadas externas presentan la típica W ciliar; a continuación de ellas se encuentran las células de Hensen.(*).
4.200 x.

Fot. 74 B.- Zona superior de una célula ciliada externa donde se observa claramente la inserción de la raíz ciliar en la zona cuticular y la condensación central que muestra los cilios cortados de través.
15.600 x.

501

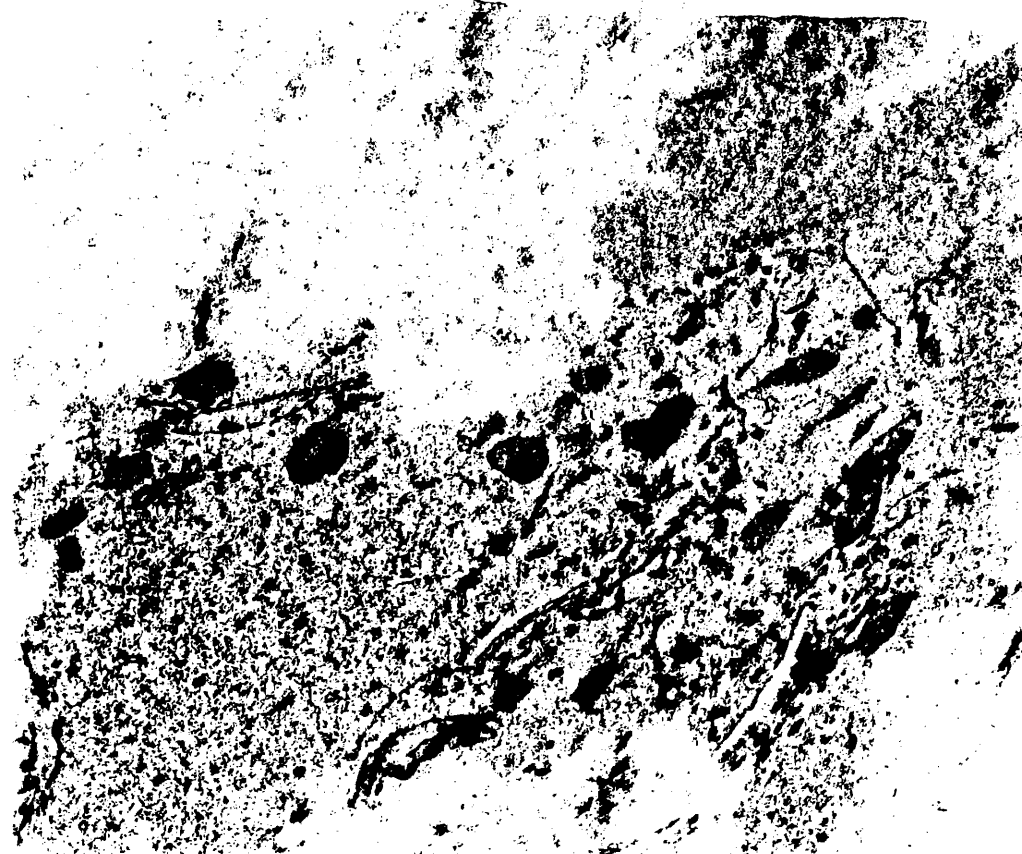
4

B

Fot. 75.- Polo superior de una célula ciliada externa con cilios cortados longitudinalmente y que muestran una zona de implantación mas delgada y un contenido homogéneo, con finas estriaciones longitudinales. En la parte inferior de la cutícula se observa la periferia un cuerpo de Hensen (flecha). 27.200 x.

503

11-11-11



Fot. 76.- Superficie de las tres hileras de las células ciliadas externas en la espira 2-3. Notesé que la tercera hilera tiene un patrón en V menos llamativo que la primera y que las cutículas (C) son menos geométricas . 9.600 x.

Fot. 77.- Zona de implantación de los cilios en la cutícula (C) donde se hacen más estrechos. La flecha indica un cuerpo basal. En el contorno celular se observan los microvilllis de las prolongaciones de las células de Deiters. 35.000 x.

505

Fot. 78.- Célula ciliada externa vista desde el modiollo. Notesé la existencia de varias filas de cilios externos, que asientan sobre la cutícula y a cuyo nivel de estrechan. 40.000 x.

Fot. 79.- Corte transversal de una célula ciliada externa en cuyo centro se encuentra un cuerpo de Hensen formado por retículo endoplásmico dispuesto concéntricamente y rodeado por mitocondrias. 21.000 x.

507

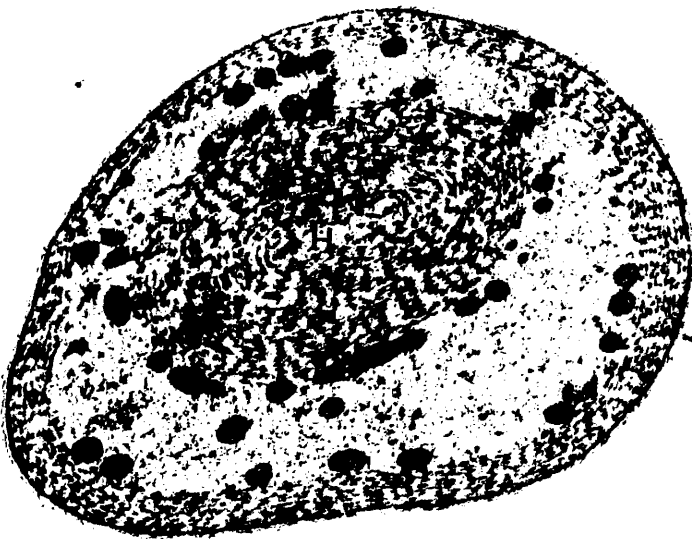
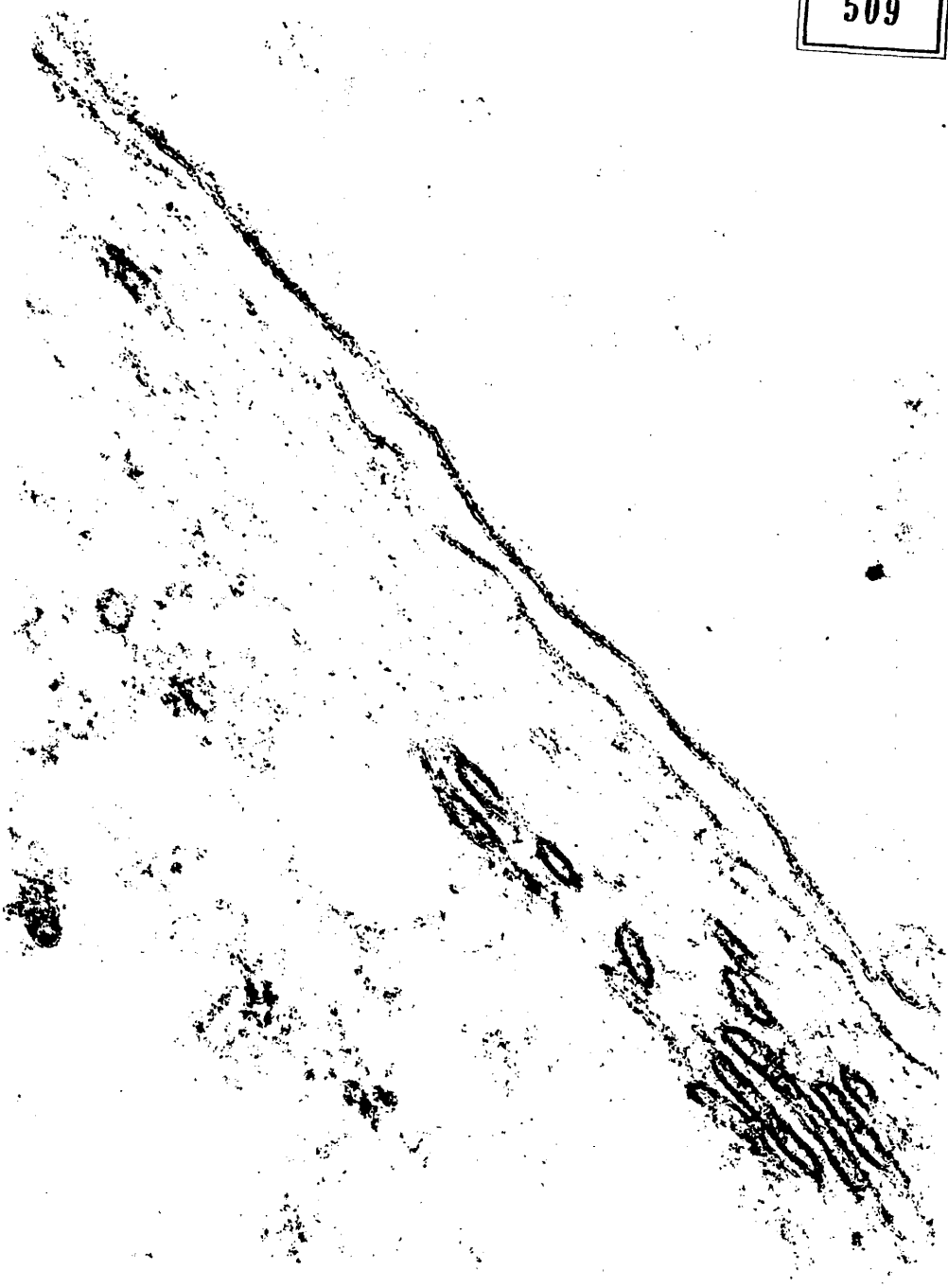


Lámina LXX

508

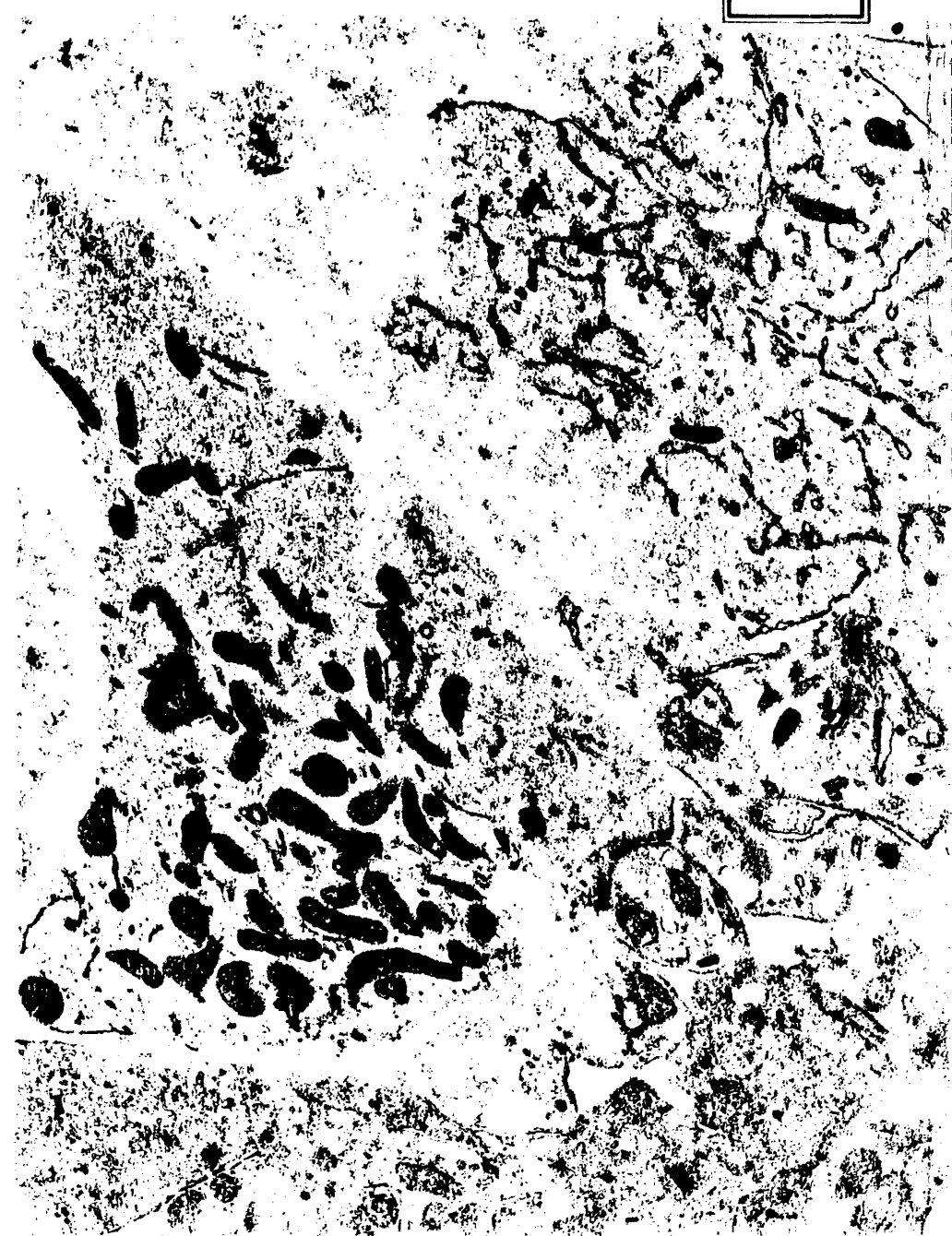
Fot. 80.- Detalle de célula ciliada externa en el nivel medio del cuerpo. El retículo endoplásmico se dispone de forma paralela a la membrana celular. 148.000 x.

509



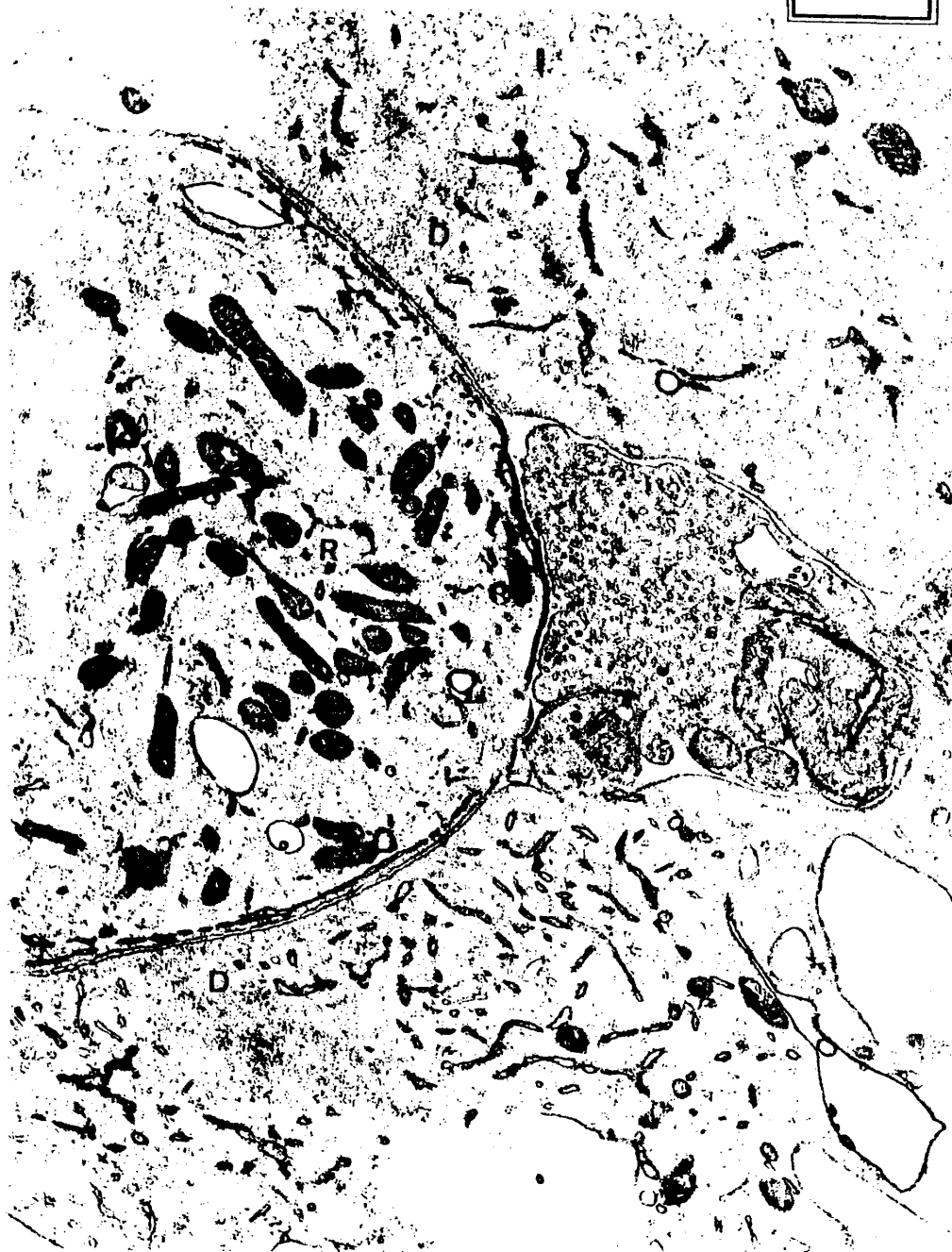
Fot. 81.- Polo inferior de una célula ciliada externa. A este nivel el retículo endoplasmico liso se dispone en una sola hilera; en la parte más inferior se encuentran las terminaciones nerviosas. 26.250 x.

511



Fot. 82.- Polo inferior de una célula ciliada externa con el cuerpo de Retzius (R) y una sola fila de cisternas tipo lemmas. Las células de Deiters (D) contactan con el polo basal presentando un material delicadamente osmiofilo que bordea el área de contacto. Se aprecian los dos tipos de terminaciones nerviosas. 26.000 x.

513



Fot. 83.- Panorámica en superficie de células de Deiters externas de cuyo cuerpo (*) salen las prolongaciones falángicas (flecha) que conforman la membrana reticular en sus extremos. 11.000 x.

Fot. 84.- Detalle del cuerpo de las células de Deiters que abraza el polo basal de las células ciliadas externas (*) y de donde parten las prolongaciones falángicas. 26.000 x.

515

Fot. 85.- Zona inferior de los cuerpos de las células de Deiters asentando sobre la membrana basilar y separados de ella por una basal. Estas células presentan escasos organoides a este nivel y se unen entre si por uniones adherentes (flechas largas) y comunicantes (flechas cortas); las últimas están ilustradas a mayor aumento (240.000 x) en el recuadro, en tanto que las adherentes lo están en la Foto 87.
11.400 x.

517



Fot.86.- Implantación de las células de Deiters sobre la membrana basilar, donde muestran pequeñas invaginaciones en su membrana.
72.000 x.

519

Fot. 87.- A, imagen a mayor magnificación de las uniones basales entre las células de Deiters de la Fot. 85 . B, detalle de la unión indicada en A, mostrando un espacio intercelular amplio , vacío y en comunicación con la basilar (*). C, refuerzos densos de la unión en B, adheridos a la hoja interna de la membrana. A, 30.100 x. ; B, 84.000 x.; C, 512.500 x.

521

B

A

Fot. 88.- Parte media de las células de Deiters a cuyo nivel de encuentran fibras nerviosas rodeadas por extensiones citoplásmicas de las mismas. 77.000 x.

523

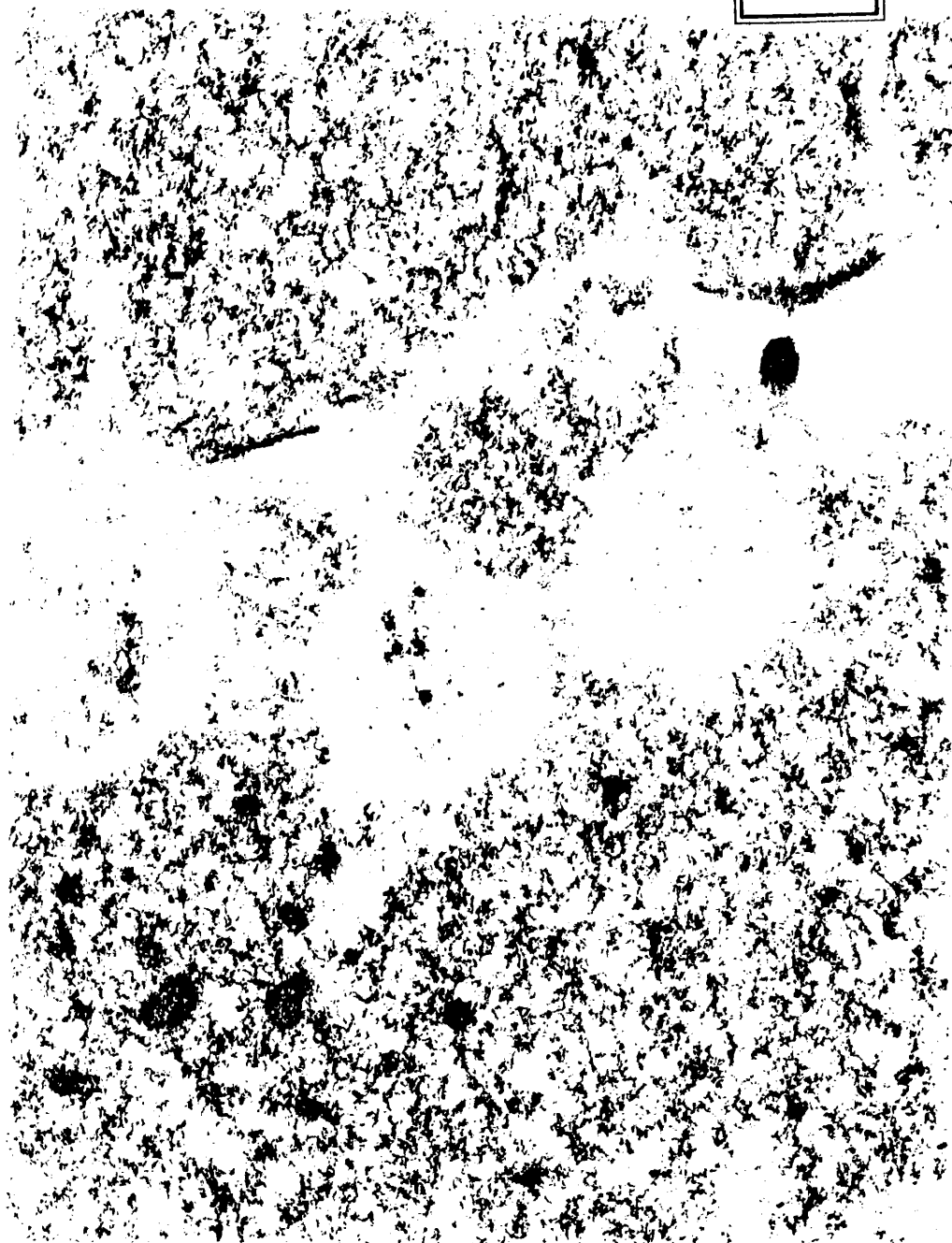


Lámina LXXVIII

524

Fot. 89.- Fibras nerviosas rodeadas por células de
Deiters cuyas expansiones se relacionan
por uniones de aspecto comunicante.
180.000 x.

525



Lámina LXXIX

526

Fot.- 90.- Disposición general de las fibras nerviosas en su recorrido entre las células de Deiters (D); C, células ciliadas externas con terminaciones nerviosas en el polo inferior. 7.300 x.

527



Fot. 91.- Zona supranuclear de una célula de Deiters que muestra mitocondrias, microtúbulos, retículo liso y vesículas irregulares algunas abiertas al espacio extracelular (*). 24.000 x.

529



Fot.- 92.- Célula de Deiters a nivel del nacimiento de su prolongación falángica (*) que muestra un haz de microtúbulos y microfilamentos rodeados por retículo liso. 35.000 x.

531

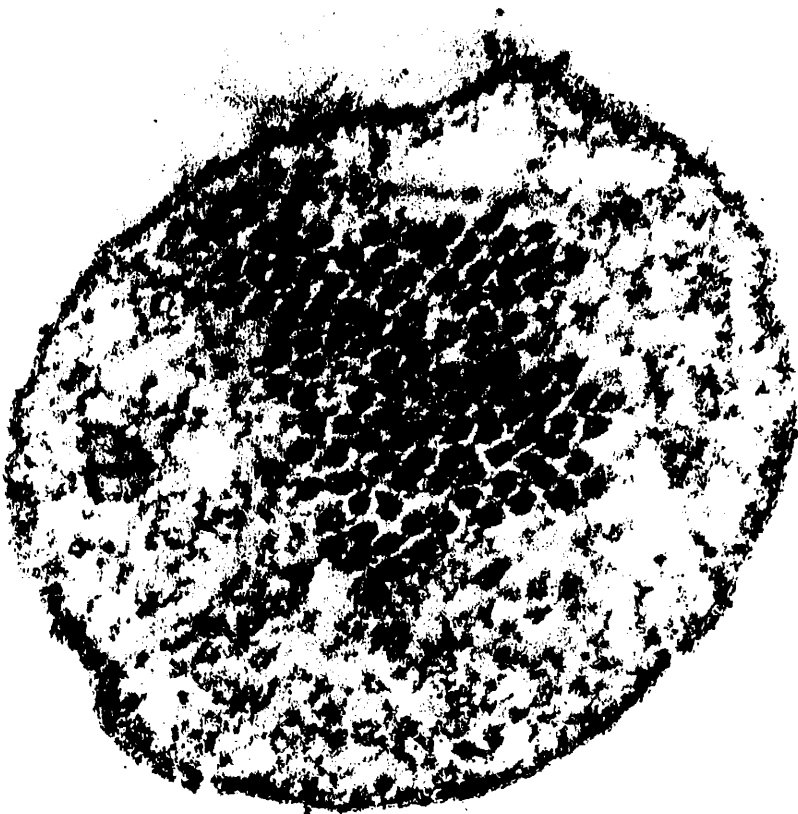


Lámina LXXXII

532

Fot. 93.- Corte perpendicular de una prolongación falángica donde se observa la subestructura del haz de microtúbulos y microfilamentos que la componen. 180.000 x.

533



Fot. 94.- Polo apical de una prolongación falángica y contacto con una célula ciliada externa. Las prolongaciones falángicas se unen entre si por una unión de tipo ocluyente (flecha, recuadro); debajo, aposición de membranas con condensación piramidal de material denso y anhisto (*) subyacente a la cual se observa una interdigitación de las membranas con hendidura electrolúcida y refuerzos simétricos (A). 28.000 x.; A, 250.000 x.; B, 98.000 x.

535



Fot. 95.- Parte superior de la célula ciliada externa en contacto por ambos lados con prolongaciones falángicas; las uniones consisten en fusión discontinua de la hoja externa y refuerzos densos a ambos lados. 26.800 x.

537

Fot. 96.- Prolongaciones falángicas entre la primera y segunda hilera de células ciliadas externas, que muestran microvillis largos terminados en maza. 13.000 x.

Fot. 97.- Prolongaciones falángicas entre las hileras 2 y 3 de células ciliadas externas. Los microvillis se concentran en los límites celulares. 12.000 x.

539

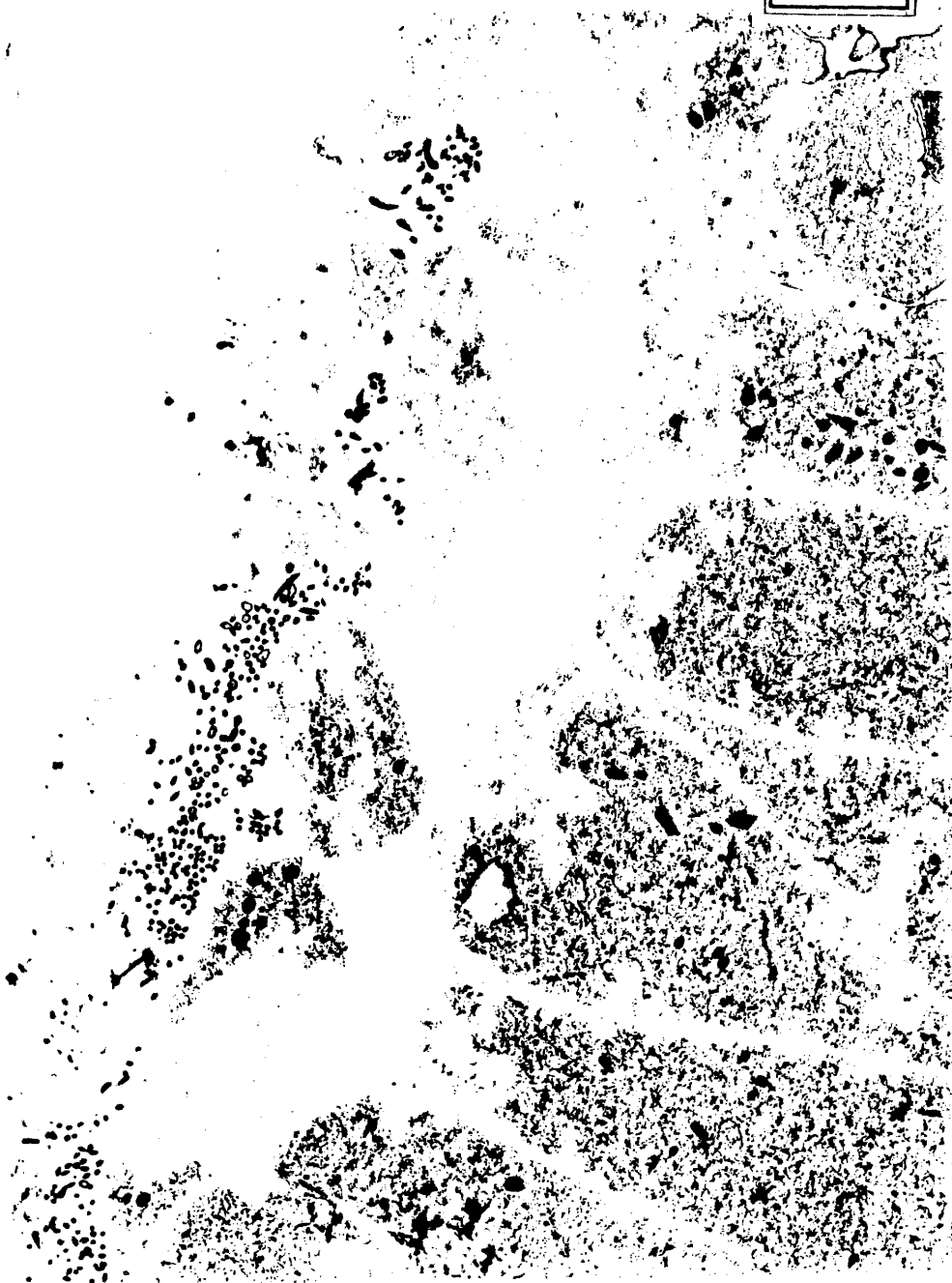
Fot. 98.- Superficie de dos células ciliadas externas y de la membrana reticular cubierta por gran cantidad de microvillis que respetan el polo libre de las células ciliadas. 13.200 x.

Fot. 99.- Panorámica entre la tercera y cuarta espira donde pueden apreciarse todas las estructuras existentes entre la membrana de Reissner y las células de Hensen; estas últimas son globulosas y presentan orificios. 900 x.

541

Fot. 100.- Corte longitudinal a nivel de las células de Deiters donde se aprecia claramente la membrana reticular formada por las prolongaciones falángicas cubiertas por microvillis. 9.600 x.

543



Fot. 101.- Célula de Hensen que se apoya directamente sobre la membrana basilar de la que se separa por medio de la membrana basal. Microvillis en superficie endolinfática que se acumulan a nivel de las uniones. (80.000 x), estas consisten (detalle) en fusión discontinua de la hoja externa. Notesé la escasez de organoide que presentan estas células. 200.000 x.

545



Fot. 102.- Células de Hensen a nivel de la espira apical. Resalta la presencia de formaciones esferoideas sin membrana y límites mas oscuros (9.600 x). Los microvillis se acumulan en las zonas de unión estando estas constituidas por fusión de la hoja externa (detalle). 55.000 x.

547

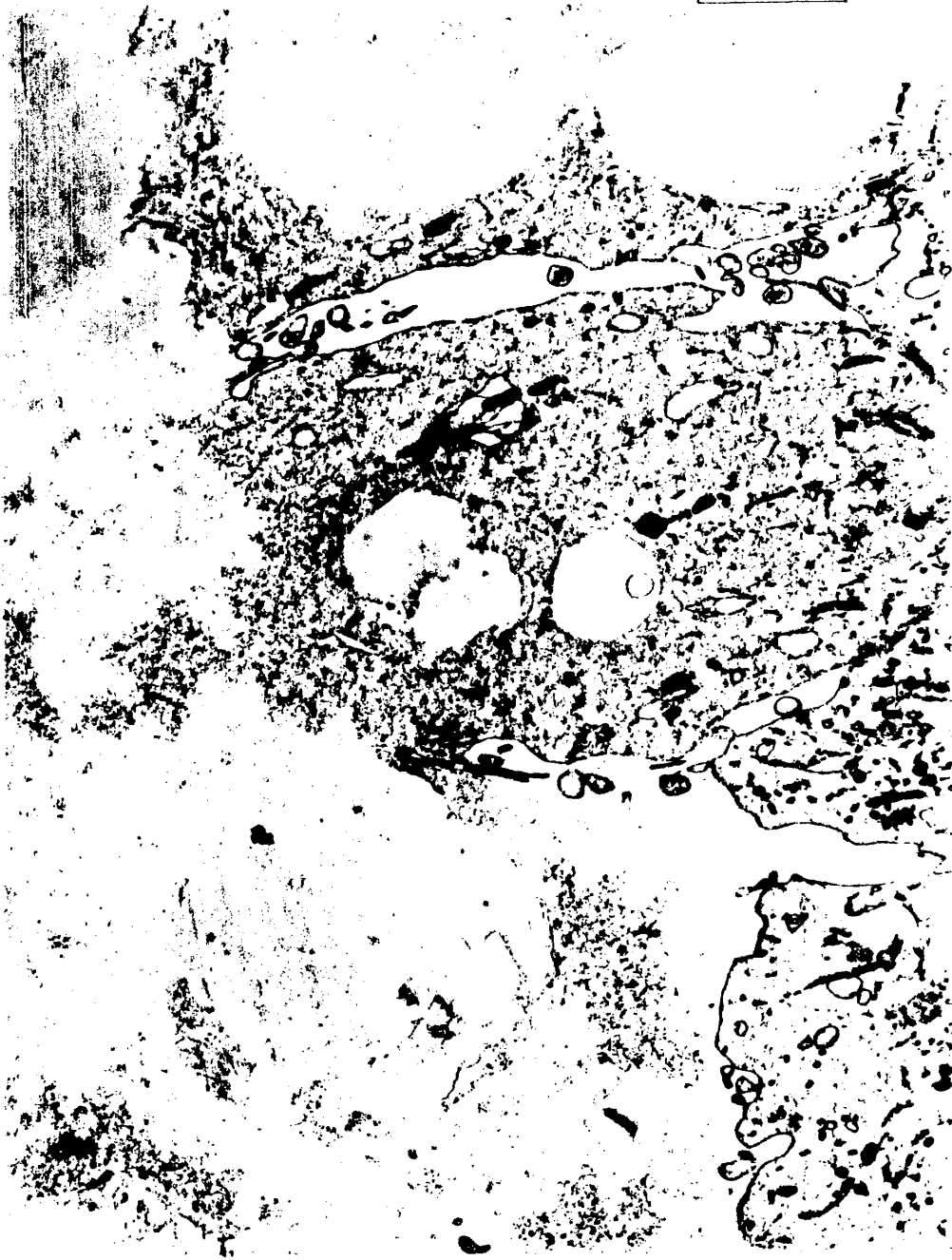


Lámina LXXXX

548

Fot. 103.- Células de Hensen a nivel de la tercera y cuarta espira. Muestra gran cantidad de formaciones esferoideas sin membrana y pocos organoides, mitocondrias y algunas vesículas de retículo endoplasmico liso. 9.000 x.

549



Fot. 104 A.- Espira basal del órgano de Corti. Las células de Hensen (H) que se encuentran a continuación de las tres hileras de células ciliadas externas presentan un citoplasma claro, siendo la reacción negativa a las técnicas de grasa. Oil-Red-O. 450 x.

Fot. 104 B.- Espira apical del órgano de Corti cuyas células de Hensen (H) son fuertemente positivas a las técnicas de grasa. Oil-Red-O. 450 x.

551

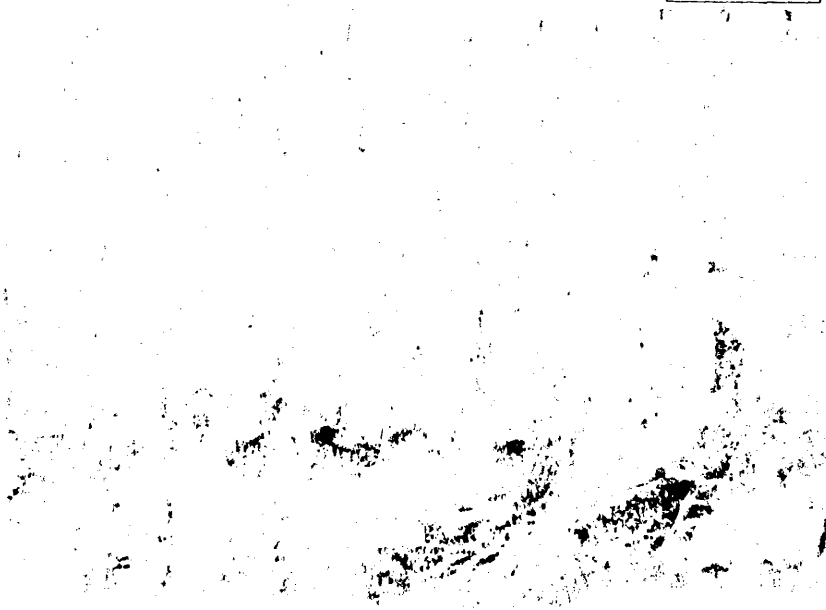
A

B

Fot. 105.- Células de Hensen (H) a continuación de la última prolongación de las células de Deiters. Superficie cubierta por microvillis mas abundantes en límites celulares. Espira basal. 5.800 x.

Fot. 106.- Célula de Hensen con depresión central cuyo fondo muestra menos microvillis que los bordes, donde son muy manifestos. 16.000 x.

553



Fot. 107.- Célula de Hensen en cara endolinfática
cuya zona central abierta muestra restos
de membrana y un material homogéneo que
la recubre. 16.800 x.

Fot. 108.- Orificio en célula de Hensen en cara en-
dolinfática con excavación central, ma-
terial homogéneo que cubre los bordes
ocultando los microvillis próximos.
16.300 x.

555

Fot. 109.- Parte superior de célula de Hensen que muestra un orificio central ancho con material homogéneo tanto en los bordes como en el exterior de las células. Notese toda la superficie recubierta por microvellosidades. 15.800 x.

557

Fot. 110.- Imagen en superficie de varias células de Hensen con soluciones de continuidad y en algunas material entre las microvellosidades. 15.900 x.

Fot. 111.- Superficie cubierta de microvillis que se acumulan principalmente a nivel de los límites celulares dibujandonos la forma de sus estructuras. 8.500 x.

559

Fot. 112.- Panorámica de la región externa donde se observan las células de Claudius (CL) que contactan y se apoyan en las células del surco externo (S), células que se encuentran cubiertas por una membrana basal (flechas). Las células superficiales (*) a continuación de las células de Claudius, y debajo de todas estas estructuras el corion externo, cuyos capilares están generalmente no colapsados y con espacio perivascular marcado (3.240 x). Detalle; unión superior de células de Claudius. 200.000 x.

561

CL

Fot. 113.- Imagen panorámica de la pared externa de la rampa media, entre las células de Claudius (CL) a estria vascular (E V). Se muestran las células superficiales de la prominencia espiral. Observese las células del surco espiral cubiertas por una membrana basal (flechas), y el corion externo cuyas células (*), a este nivel, muestran gran cantidad de mitocondrias. Los capilares no colapsados presentan amplio espacio perivascular. 3.000 x.

563

EV

CL



Fot. 114.- Detalle de la última célula de Caludius (C) y la primera célula superficial que se apoya sobre las células del surco (*) (32.000 x.). Detalle: unión entre célula de Claudius y superficial. 270.000 x.

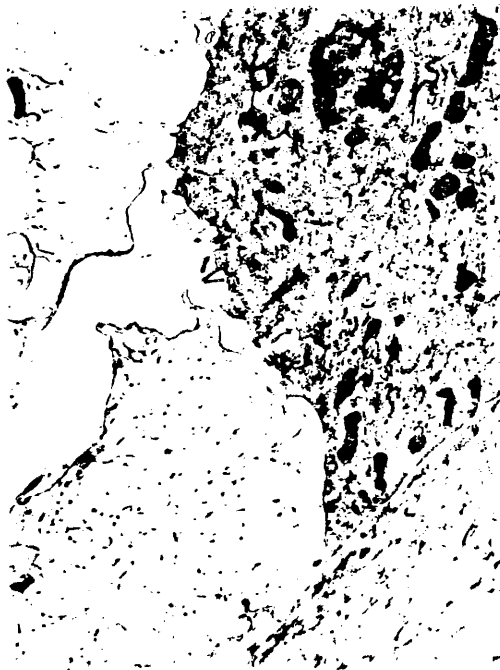
565



Fot. 115 a.- Células de Claudius (CL) de la espira apical que se relacionan con las células del surco externo (S) y no con las células superficiales (*). 1.980 x.

Fot. 115 b.- Detalle de la Fot. 115 a. Las células de Claudius, con escasas organelas, asientan sobre la basilar donde se aprecia claramente la membrana basal que se continua hacia las células del surco espiral externo. 9.600 x.

567



Fot. 116.- Células del surco externo en contacto con células de Claudius (CL) y separadas del corion externo por una membrana basal (flecha). Espira basal. 10.500 x.

569

CL

A black and white micrograph showing a cross-section of tissue. The label 'CL' is positioned near the top left. The tissue exhibits a dense arrangement of cells with prominent, dark, oval nuclei. The cytoplasm and extracellular matrix are less distinct, appearing as a lighter, granular background. The overall structure suggests a cellular or glandular tissue type.

Lámina CI

570

Fot. 117.- Células del surco externo (S) penetrando a modo de papilas en el corion externo, del cual se separan por medio de una membrana basal y a cuyo nivel parece que terminan los haces de fibras del tejido adyacente (flecha). 4.400 x.

571

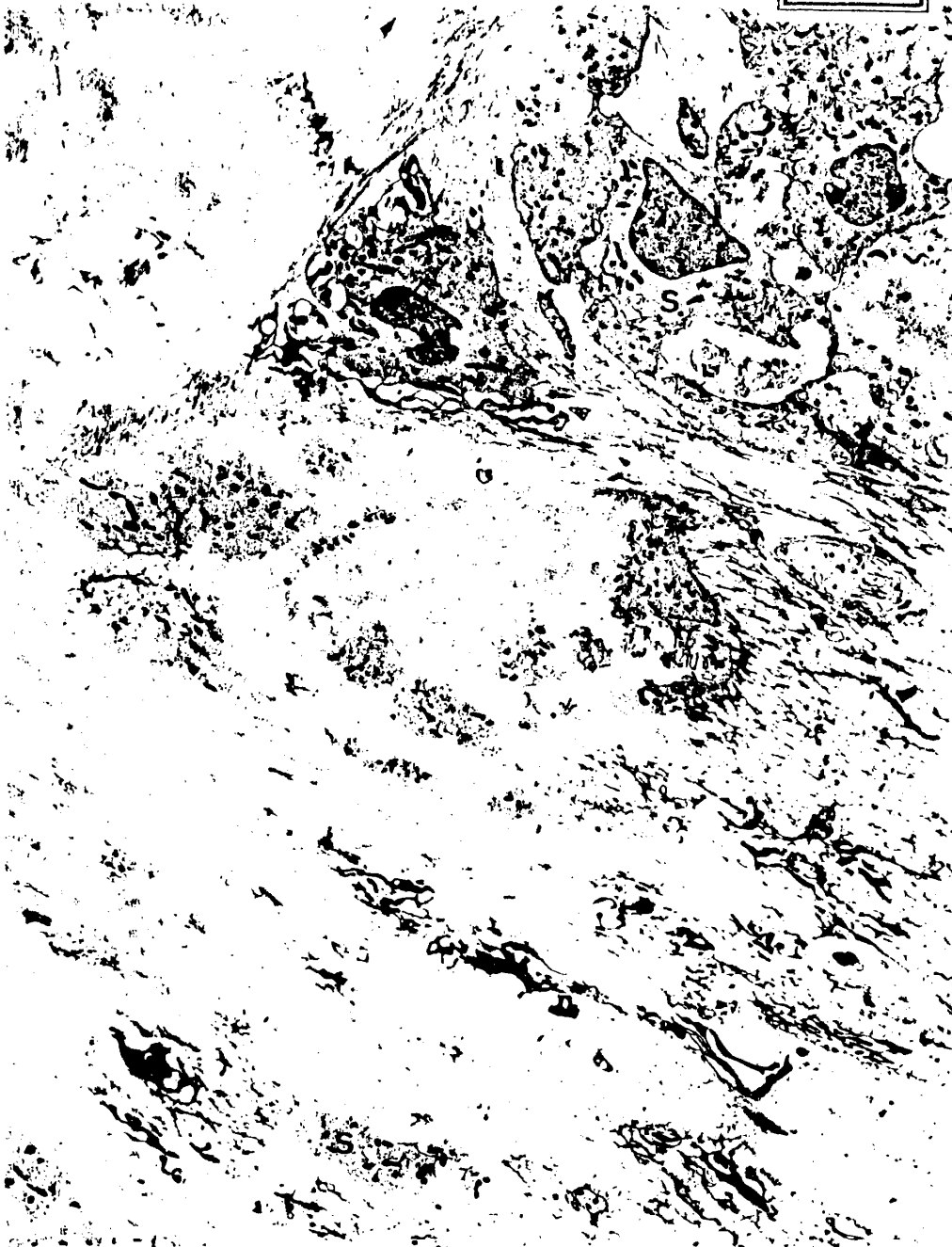
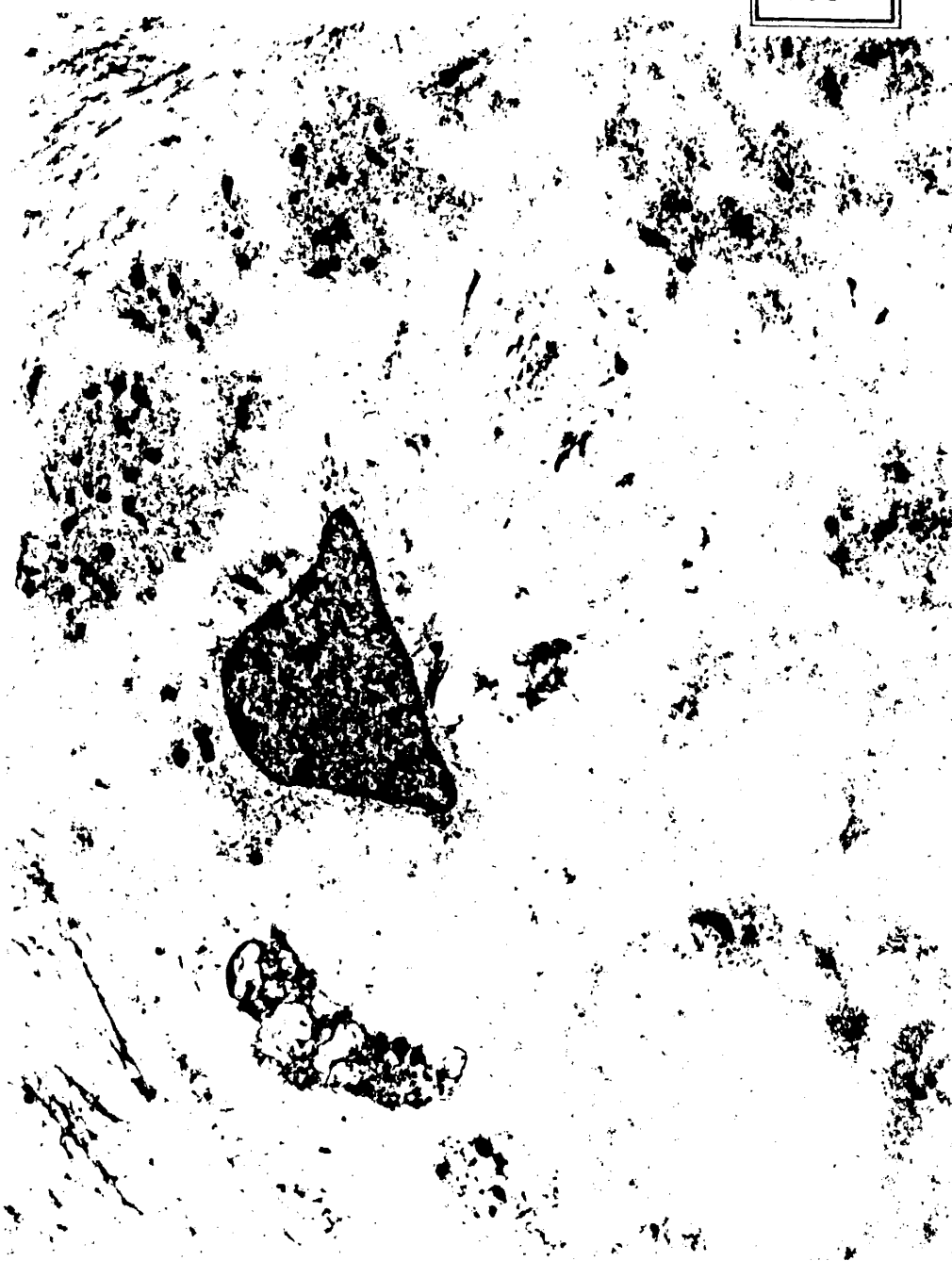


Lámina CII

572

Fot. 118.- Células del surco externo con gran cantidad de interdigitaciones entre si. Muestran gran cantidad de mitocondrias muy densas y se encuentran rodeadas por una membrana basal. 12.500 x.

573



Fot. 119.- Células del surco externo (S) y células del corion externo (*) separadas por una membrana basal. El corion muestra gran cantidad de fibras que parecen rellenar casi todos los espacios. 16.800 x.

575



Fot. 120.- Células superficiales (*) y células del surco (S) con las que se interdigitan . Las células superficiales se encuentran unidas por complejos de unión con fusión discontinua de la hoja externa (detalle superior derecho) (35.000 x.) Las células del surco se interdigitan y en algunos puntos se unen (flecha) por aposición de las hojas externas de las membranas (detalle inferior izquierdo) (68.000 x.). Observese como la membrana basal se refleja entre las células superficiales y las del surco. 21.000 x.

577



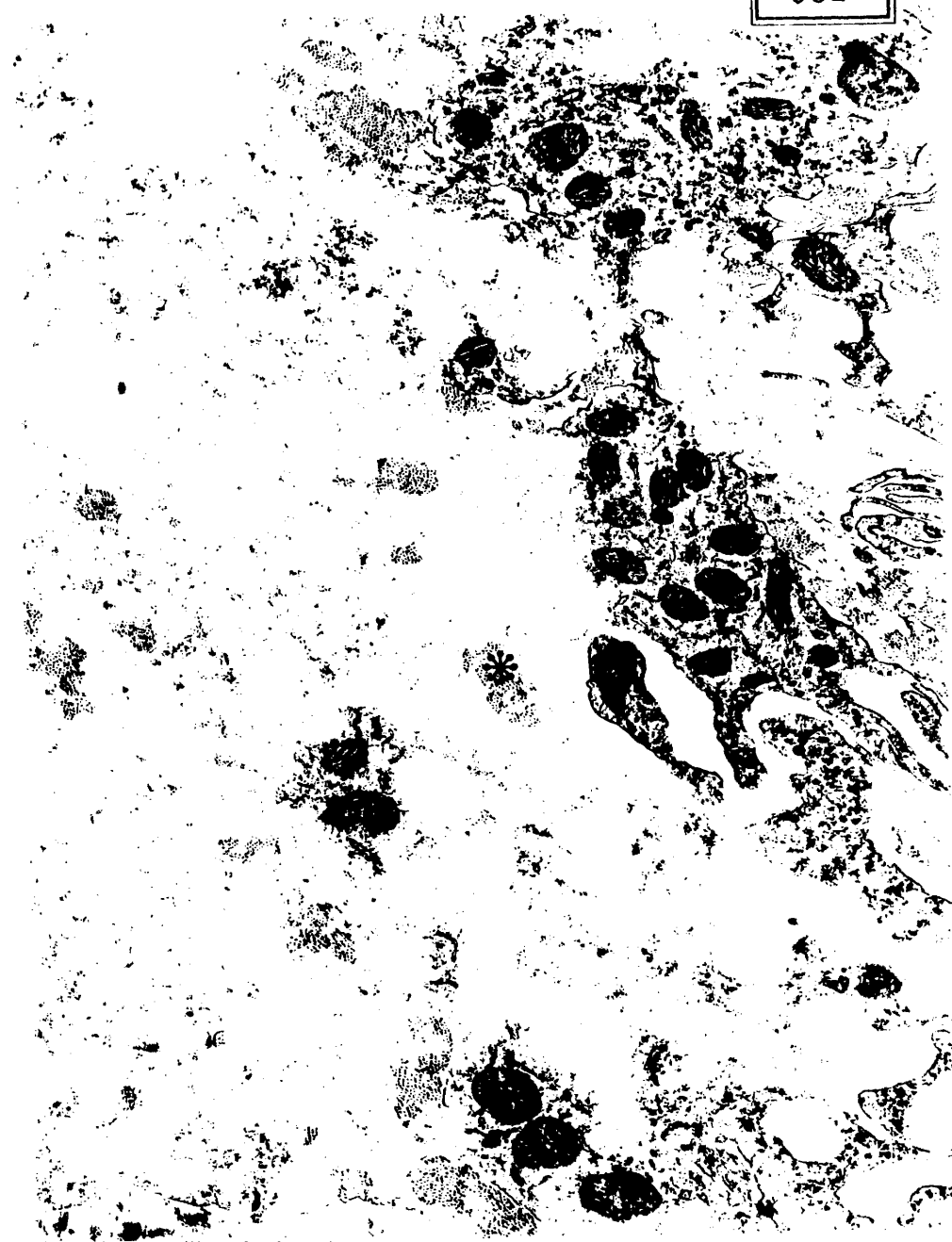
Fot. 121.- Células superficiales de la prominencia espiral de elevada densidad hialoplásmica y amplio núcleo, con una o más escotaduras. Asientan sobre una basal continua que se refleja en su contacto con las células del surco (S) y a nivel del comienzo de la estria vascular no introduciéndose entre ellas (flechas). Se ilustra el vas prominens, con un amplio halo acelular, y la morfología de los elementos del corion externo . 6.000 x.

579



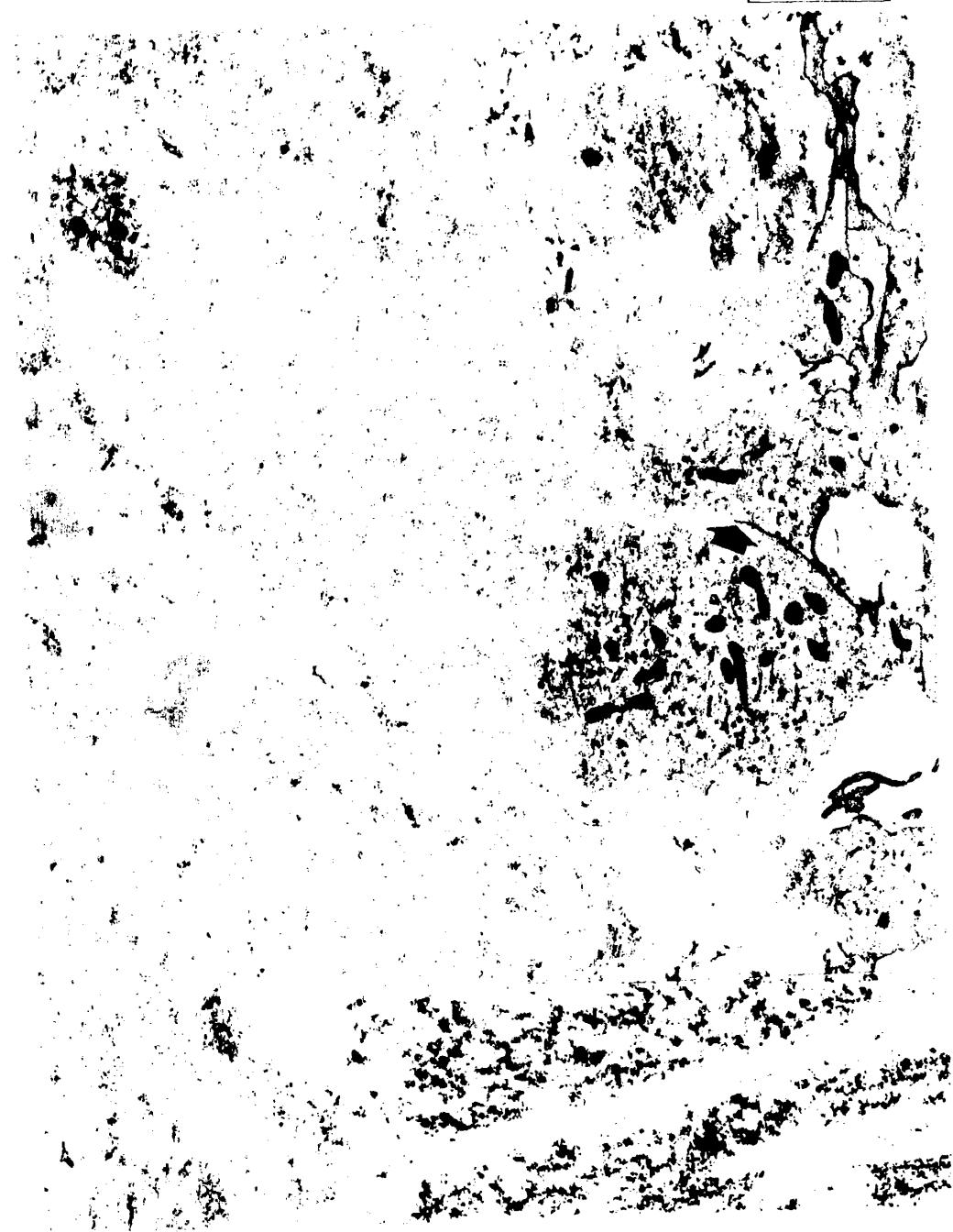
Fot. 122.- Corion externo cuyas células muestran gran cantidad de mitocondrias, ribosomas y retículo endoplásmico, presentan muchas expansiones que se interdigitan con las de las células vecinas, entre ellas se observan haces fibrilares (*). 26.200 x.

581



Fot. 123.- Células del corion externo a nivel de la estria vascular, donde muestran escasas expansiones y pocas mitocondrias. Presentan extensos contactos (flechas) entre ellas con aposición de las hojas externas de las membranas (detalle). Entre las células se observa un material de aspecto fibrilar. 16.800 x. Detalle: 280.000 x.

583



Fot. 124.- Corion externo a nivel de la estria vascular, con gruesos fascículos filamentosos entre las células. Los capilares se encuentran en íltima relación con las células del corion, que se extienden a modo de manguitos alrededor de la basal y presentan zonas densas de aposición de membranas (flechas). 8.300 x.

585

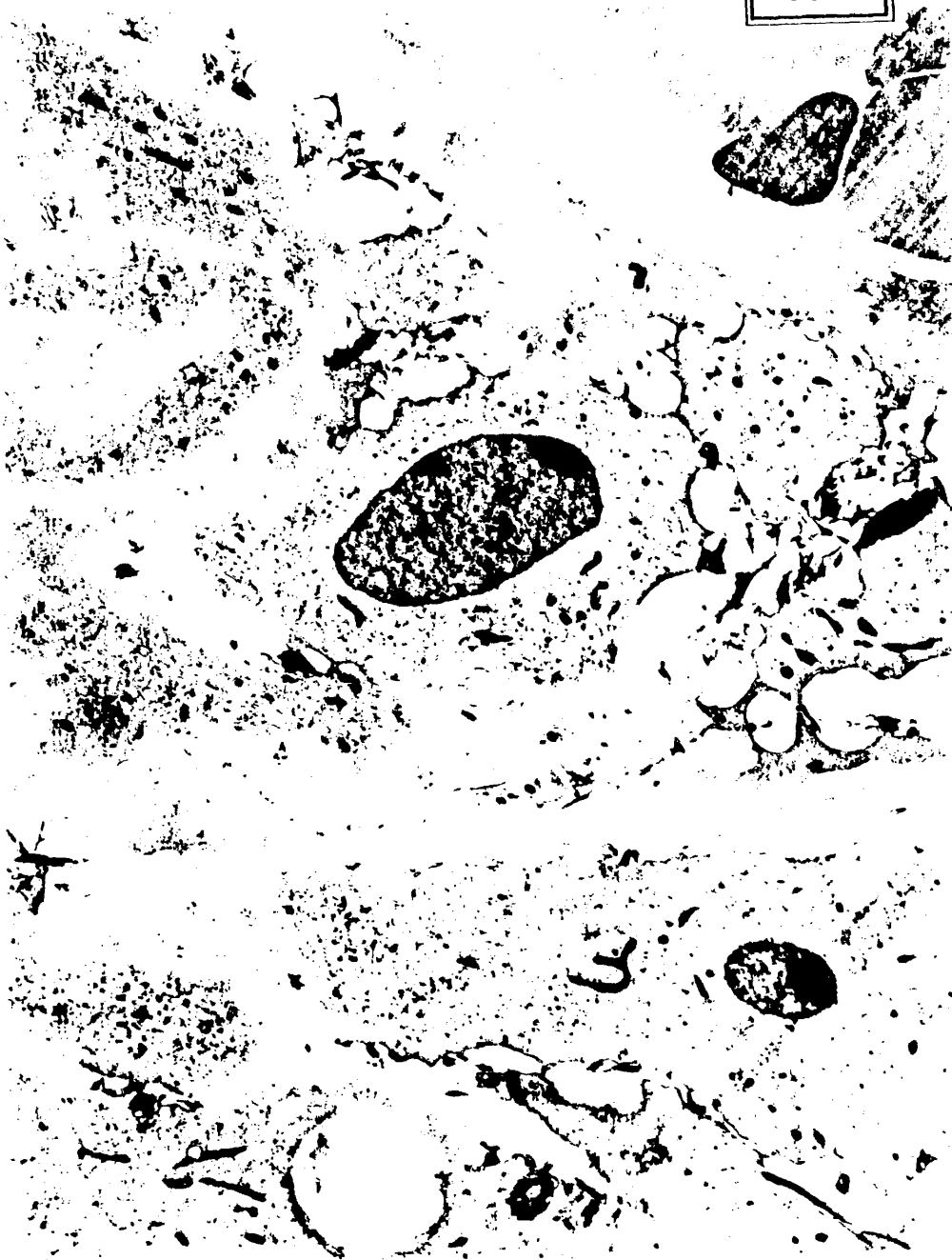


Lámina ÇIX

586

Fot. 125.- Corion externo cuyas células presentan
microtúbulos y microfilamentos (flechas).
Contactan en algunos puntos con prolon-
gaciones de células vecinas (*). 72.000 x.

587



Lámina CX

588

Fot. 126.- Corión externo donde se observan haces de fibras cortadas longitudinal y transversalmente (35.000 x). En la parte inferior, detalle de las fibras, que muestran un área central más clara y sin pericricidad ninguna. 150.000 x.

589



Lámina CXI .

590

Fot. 127.- Haces fibrilares entre las expansiones del corion externo, de los cuales se desgarran fibrillas individuales que se pierden en la sustancia fundamental electrolúcida. 37.500 x.

591

Fot. 128.- Parte superior de estria vascular que muestra dos tipos celulares bien distintos; las células tipo I (A) o célula superficial, y las células tipo II (B) o célula clara. Ambas presentan prolongaciones de su citoplasma que se interdigitan entre si. 21.400 x.

593

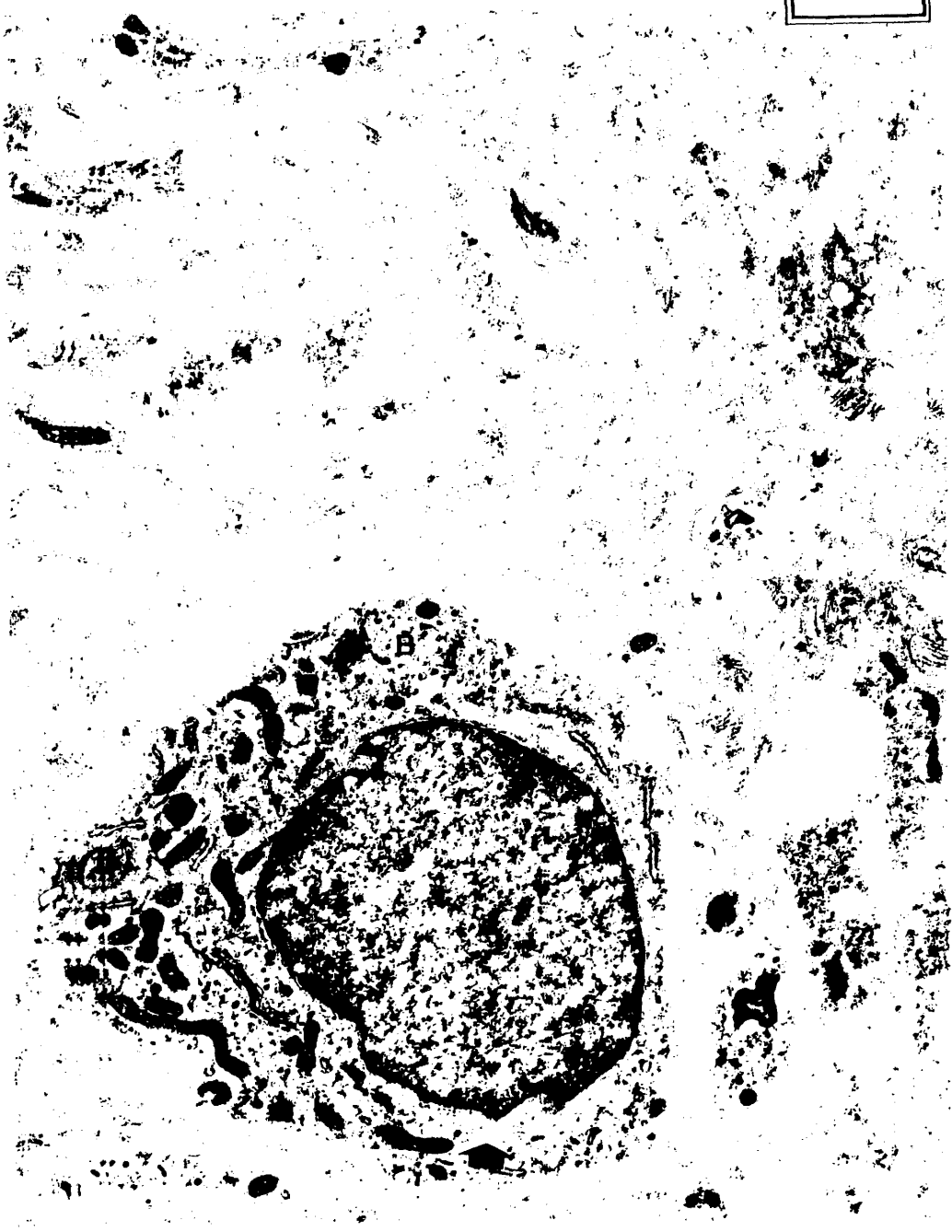


Fot. 129.- Interdigitación de las prolongaciones oscuras de la célula tipo I de la estria vascular y las prolongaciones de la célula tipo II o células claras. Las oscuras presentan grandes mitocondrias que dan el aspecto tan peculiar que presentan estas expansiones. 48.000 x.

595

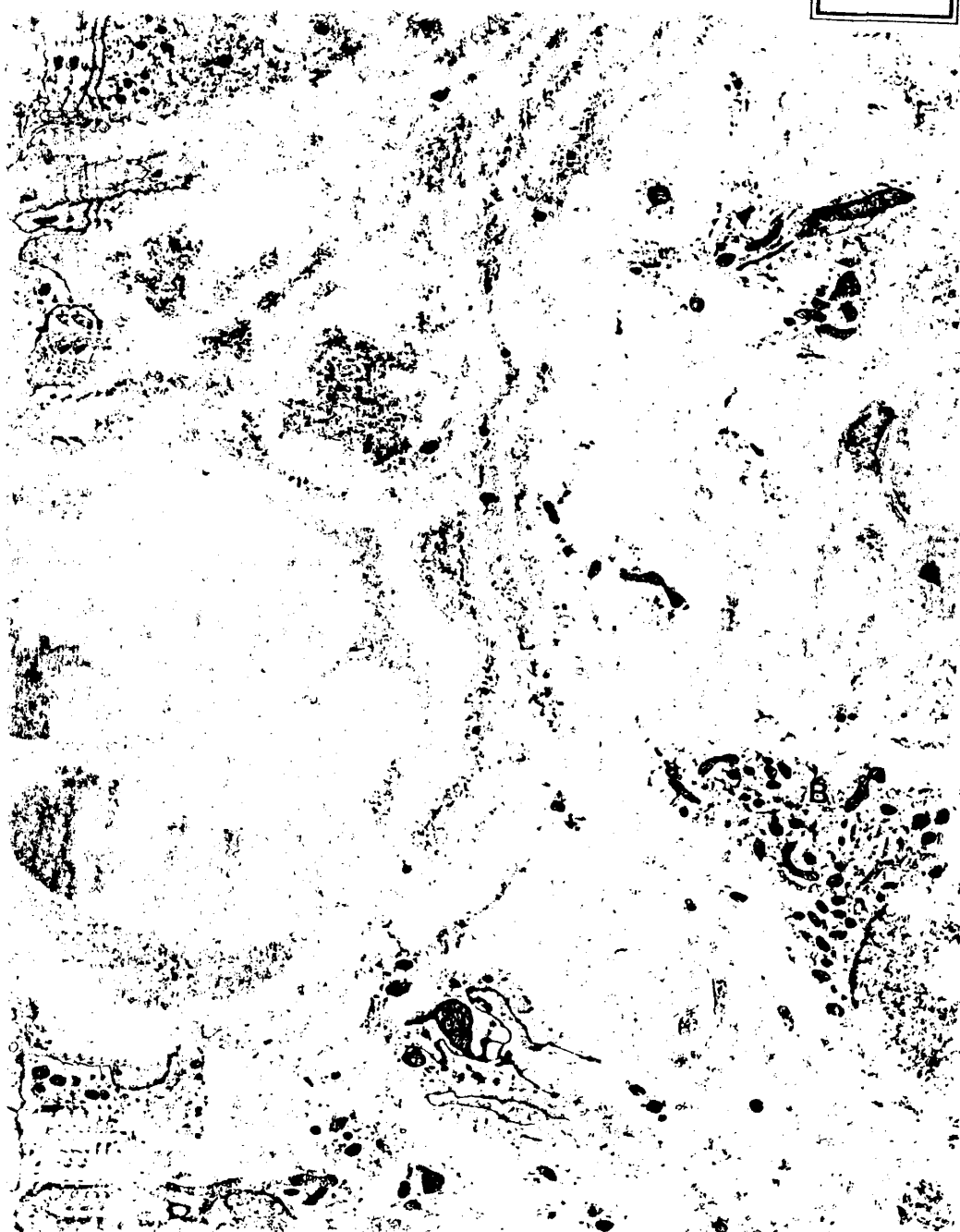
Fot. 130.- Segmento de estria vascular que presentan células tipo I (A) y tipo II (B) interdigitadas entre si. El cuerpo celular de las células tipo II es redondeado y su citoplasma muestra microtúbulos (flechas). 19.200 x.

597



Fot. 131.- Estria vascular en la que podemos apreciar sus tres tipos celulares, tipo I (A), tipo II (B) y tipo III ó capa profunda (C) cuyas prolongaciones se interdigitan con las vecinas y algunas bordean los vasos. 10.400 x.

599



Fot. 132.- Células profundas tipo III de la estria vascular, cuyas prolongaciones se interdigitan y muestran uniones en algunos puntos (flechas) donde las membranas son paralelas con refuerzos simétricos bilaterales. En las prolongaciones se observan microfilamentos y algunas mitocondrias. 37.500 x.
Detalle: unión entre las células tipo III. 300.000 x.

601



Fot. 133.- Capa profunda de la estria vascular cuyas células tipo III presentan prolongaciones que abrazan los capilares en toda su superficie. El endotelio apenas muestra vesículas. 100.000 x.

603



Fot. 134.- Capa profunda de la estria vascular (C) y su relación con el corion externo (*). Las células tipo III de forma aplanada o fusiforme contactan en algunos puntos con las células del corion externo (flechas), no observándose membrana basal entre medias sino las propias fibras del corion. Los capilares se encuentran totalmente rodeados por las células profundas tipo III . 15.000 x.

605¹



Fot. 135.- Imagen en superficie de la membrana basilar que se extiende desde el limbo espiral (L) hasta la región externa (E). 300 x.

Fot. 136.- Superficie de la parte inferior de las células de revestimiento timpánico de la membrana basilar; células fusiformes con finas prolongaciones y hendiduras entre ellas. 2.700 x.

607



Lámina CXX

608

Fot. 137.- Capa fibrilar de la membrana basilar cortada longitudinalmente y transversamente (detalle) . Las fibras presentan una pared de gran densidad electrónica y un centro claro. Entre ellas se observan algunas zonas no fibrilares. 160.000 x.
Detalle: 216.000 x.

609

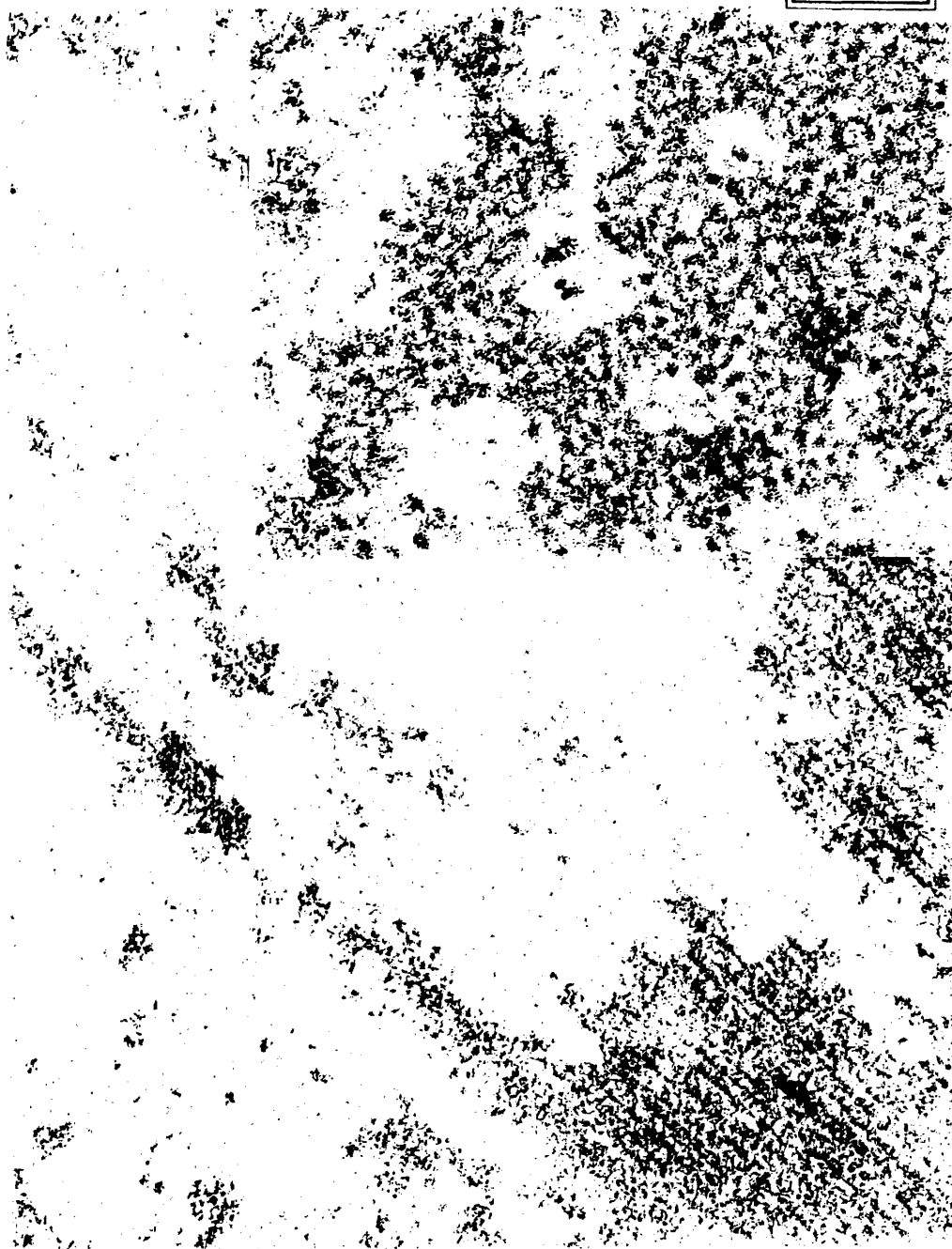
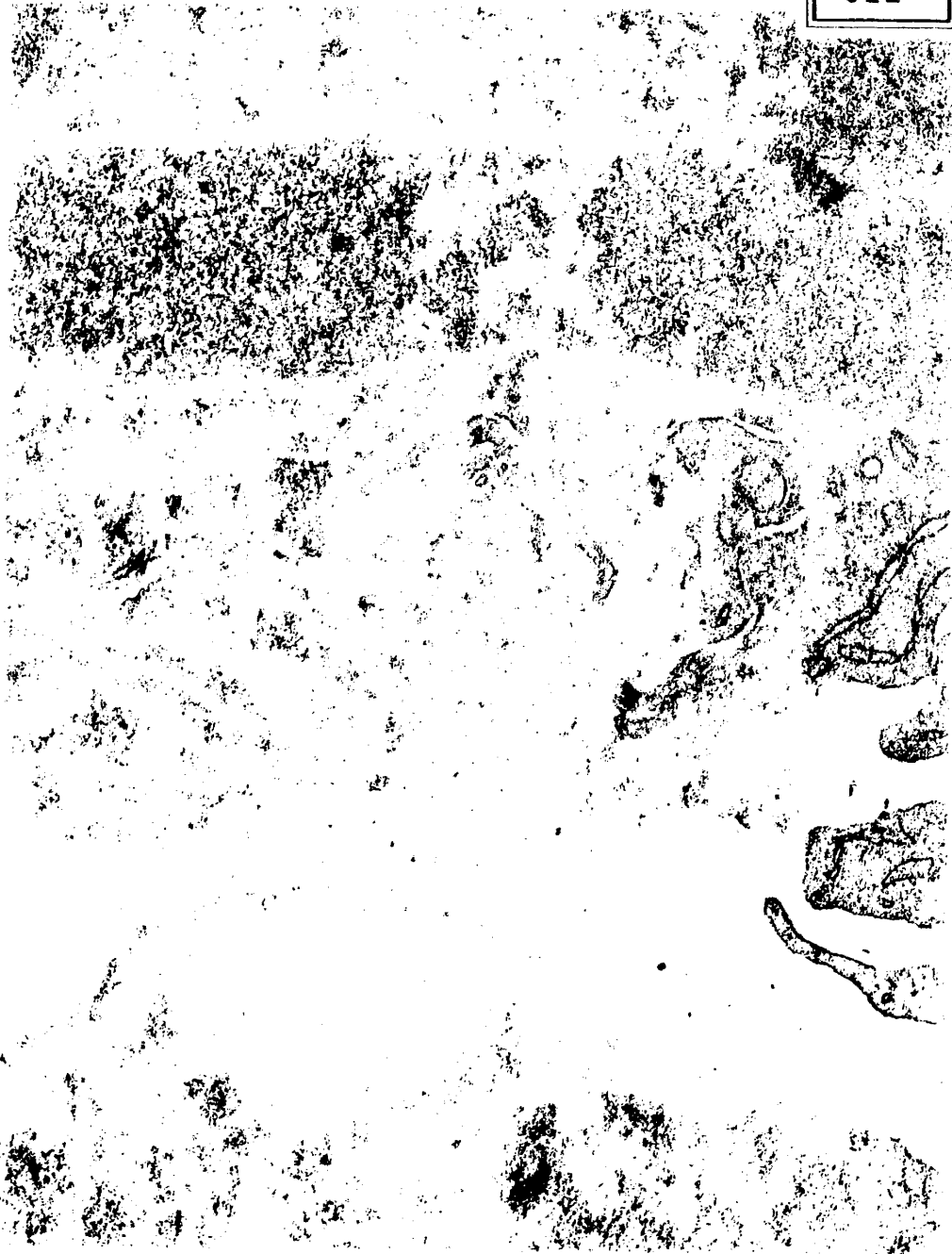


Lámina. CXXI

610.

Fot. 138.- Membrana basilar; capa de material an-
histo (*) y capa celular de revestimien-
to timpán-co, cuyas células muestran
gran cantidad de prolongaciones que se
interdigitan entre si. 40.000 x. —

611



Fot. 139.- Habénula perforata. Las células marginales emiten finas expansiones (flechas) que se adentran en la basilar (B) y modelan un enrejado que abraza a las fibras nerviosas una vez que estas se han tornado amielínicas. 13.800 x.

613

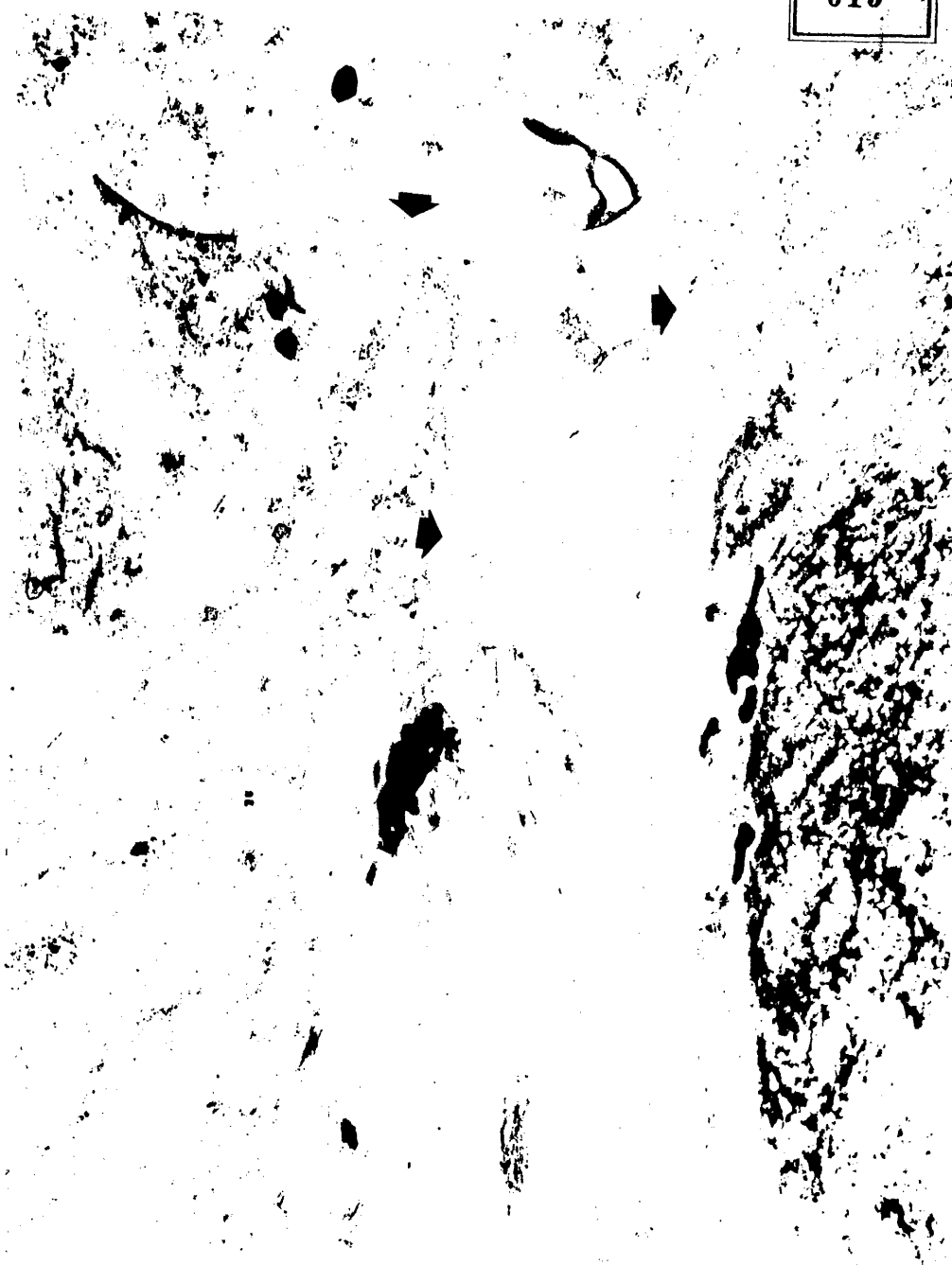


Lámina CXXIII

614

Fot. 140.- Expansiones de las células marginales (flechas) que se adentran en la membrana basilar (B); las fibras nerviosas (*) transcurren entre ellas. 40.000 x.

615



Fot. 141.- Habénula perforata. Retículo formado por las prolongaciones de las células marginales (flechas) y fibras nerviosas entre ellas (*) que penetran en la región interna. Las fibras nerviosas contienen microtúbulos y algunas mitocondrias.
36.000 x.

617



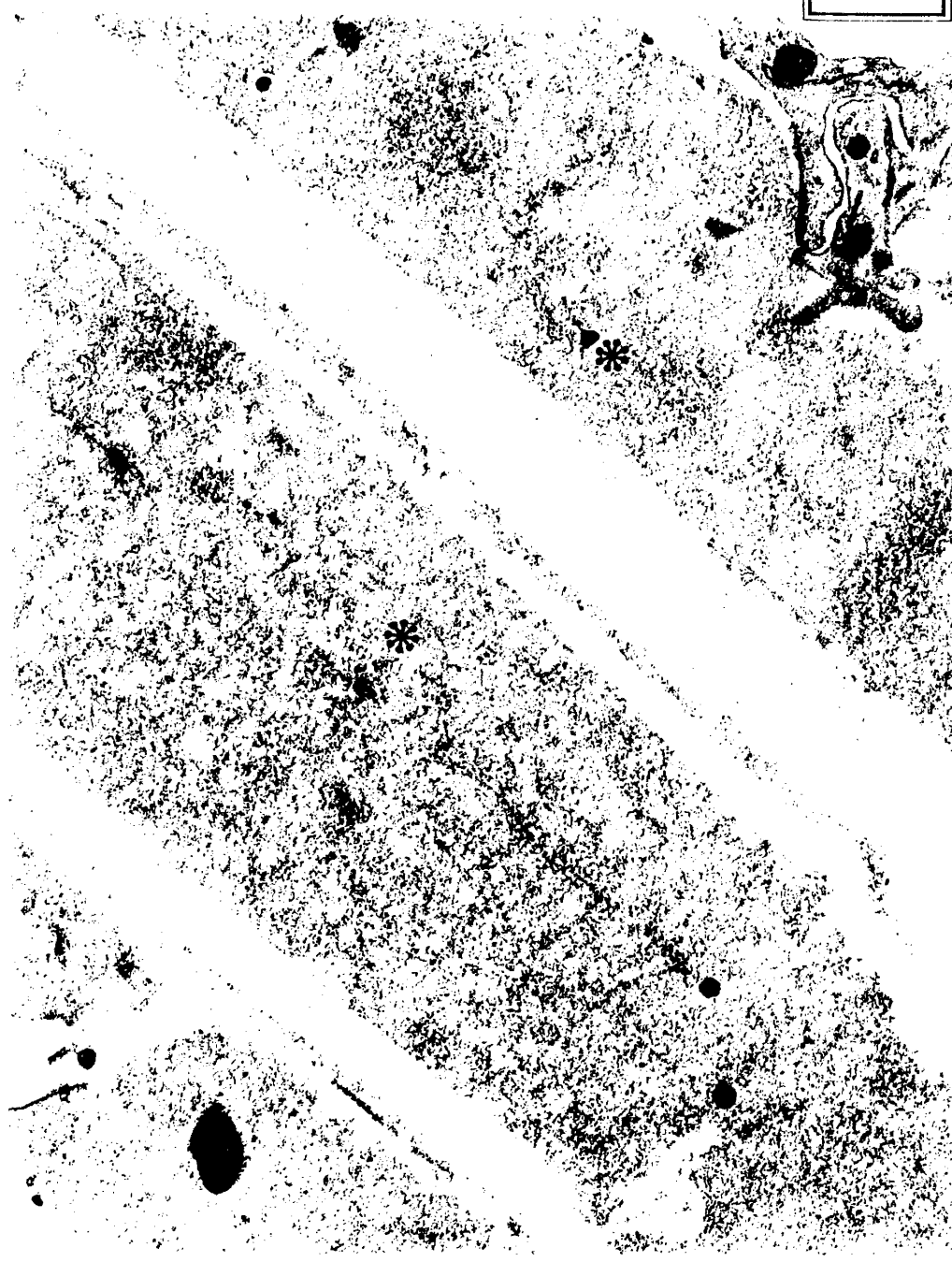
Fot. 142.- Membrana basilar, habénula perforata. Fibras nerviosas mielínicas (M) y sus colaterales amielínicas (A), dispuestas entre las prolongaciones de las células marginales (flechas); se observa su entrada a nivel de la región interna entre dichas células. 6.300 x.

619



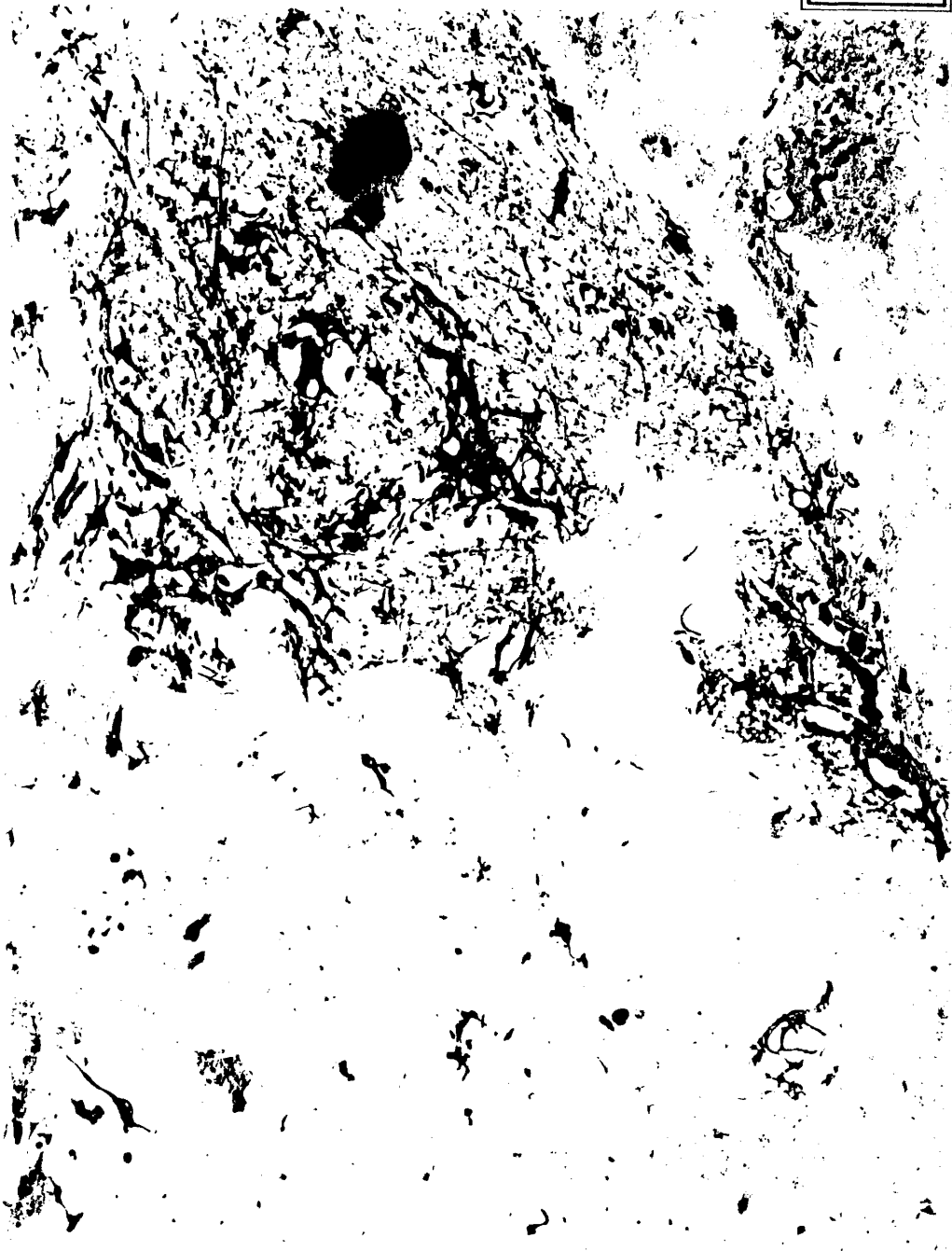
Fot. 143.- Membrana basilar a nivel de las células de Deiters externas, entre las que se encuentra una membrana basal continua (flechas). La capa fibrilar, a este nivel, se encuentra desdoblada en dos capas y separadas por la capa anhistia (*). 27.200 x.

621



Fot. 144.- Basilar a nivel de la región externa (ligamento espiral) con células de núcleo redondeado u oval y múltiples expansiones finas, que contactan con las vecinas formando una malla abierta. Los vasos de esta zona se encuentran arropados por expansiones de las células del corion externo (*) suprayacente S, células del surco externo ; CL, células de Claudius. Las flechas indican los últimos restos de la capa fibrilar de la basilar, que desaparece insensiblemente. 5.100 x.

623



Fot. 145.- Ligamento espiral en su parte superior, limitrofe con el corion externo. Se pueden observar algunas células del surco cortadas de través (S) así como las múltiples prolongaciones emitidas por las células del corion y en relación con los vasos . 4.400 x.

625

S

Fot. 146.- Región lateral del ligamento espiral externo, cuyas células presentan finas prolongaciones que contactan con las de células vecinas formando una malla y conteniendo un material anhisto entre ellas. 15.000 x.

627

Lámina ÇXXX

628

Fot. 147.- Vaso del ligamento espiral rodeado por prolongaciones de las células propias de esta región; a su vez, estas células se relacionan por uniones rectilíneas largas con interlinea densa, continua y homogénea (detalle). 65.000 x, Detalle: 220.000 x.

629

Fot. 148.- Material anhisto de elevada densidad electrónica entre las células del ligamento espiral en las zonas más inferiores y laterales. Entre este material se observan filamentos que se difuminan insensiblemente. 66.000 x.

631

Lámina CXXXII

632

Fot. 149.- Parte superior del ligamento espiral
con masas de aspecto anhisto donde
confluyen las estructuras fibrilares
que penetran desde la basilar y corion
externo. 16.500 x.

633

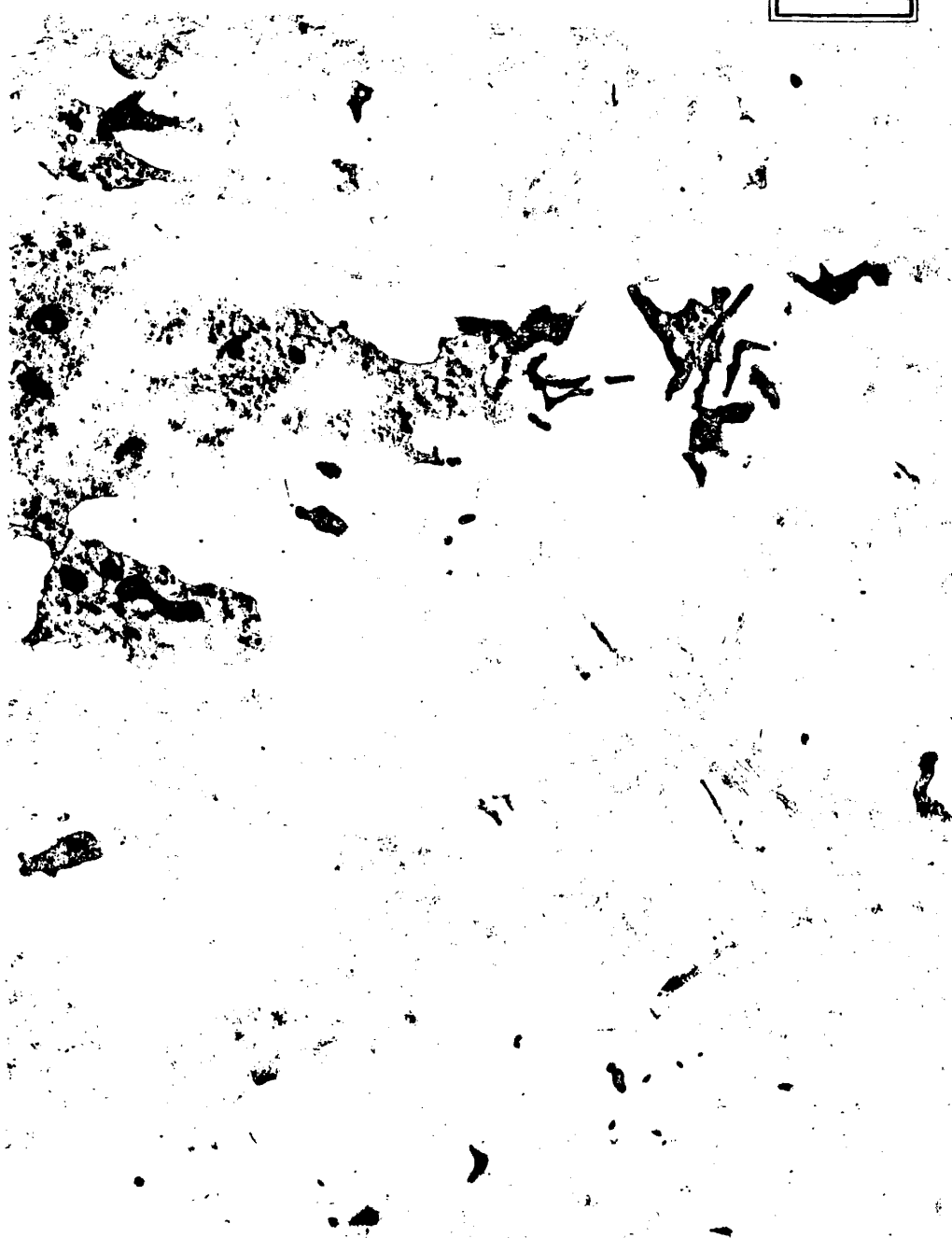


Lámina CXXXIII

634

Fot. 150.- Vaso del ligamento espiral externo de endotelio denso, sin pinocitosis y con gran resistencia al colapso. Los fascículos fibrilares tienden a abrazarlo. 40.000 x.

635

